Zitteliana

Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie

21

ROSEMARIE C. BARON-SZABO

Die Korallenfazies der ostalpinen Kreide (Helvetikum: Allgäuer Schrattenkalk; Nördliche Kalkalpen: Brandenberger Gosau). Taxonomie, Palökologie

KLAUS SMETTAN

Bivalven, Gastropoden und Serpuliden aus den Branderfleckschichten (Cenoman) der Fahrenberg-mulde (Nördliche Kalkalpen, Bayern). Taxonomie und Palökologie

HARALD IMMEL, KAZEM SEYED-EMAMI & ABBAS AFSHAR-HARB

Kreide-Ammoniten aus dem iranischen Teil des Koppeh-Dagh (NE-Iran)

MÜNCHEN 1997

Zitteliana	21	192 Seiten	33 Tafeln	München, 1. 10. 1997	ISSN 0373-9627

Zitteliana

Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie

21

ROSEMARIE C. BARON-SZABO

Die Korallenfazies der ostalpinen Kreide (Helvetikum: Allgäuer Schrattenkalk; Nördliche Kalkalpen: Brandenberger Gosau). Taxonomie, Palökologie

KLAUS SMETTAN

Bivalven, Gastropoden und Serpuliden aus den Branderfleckschichten (Cenoman) der Fahrenberg-mulde (Nördliche Kalkalpen, Bayern). Taxonomie und Palökologie

HARALD IMMEL, KAZEM SEYED-EMAMI & ABBAS AFSHAR-HARB

Kreide-Ammoniten aus dem iranischen Teil des Koppeh-Dagh (NE-Iran)

MÜNCHEN 1997

Zitteliana	21	192 Seiten	33 Tafeln	München, 1. 10. 1997	ISSN 0373-9627

Herausgegeben von Prof. Dr. Dietrich Herm
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie
und historische Geologie

Redaktion: Dr. Winfried Werner

Gedruckt mit Unterstützung der
Alexander-von-Humboldt-Stiftung

ISSN 0373-9627

Druck und Verlag Gebr. Geiselberger GmbH, Altötting

Zitteliana	21	3–97	16 Tafeln	München, 1. 10. 1997	ISSN 0373-9627

Die Korallenfazies der ostalpinen Kreide (Helvetikum: Allgäuer Schrattenkalk; Nördliche Kalkalpen: Brandenberger Gosau) Taxonomie, Palökologie

Von

ROSEMARIE C. BARON-SZABO

Mit 18 Abbildungen, 19 Tabellen und 16 Tafeln

KURZFASSUNG

Erstmalig werden gezielt die Korallenfaunen des Allgäuer Schrattenkalks (Unter-Apt) und der Brandenberger Gosau (Unter-Coniac) taxonomisch untersucht und beschrieben. Die Korallenfazies des Allgäuer Schrattenkalks wird durch 30 Arten, welche den Gattungen *Heliocoenia, Eohydnophora, Felixigyra, Cyathophora, Cladophyllia, Latusastraea, Eugyra, Hydnophora, Myriophyllia, Pseudomyriophyllia, Dermosmilia, Columnocoenia, Complexastraea, Clausastraea, Isastraea, Amphiaulastraea, Pleurophyllia, Paretallonia, Neocoeniopsis, Actinaraea, Microsolena, Comoseris, Eocomoseris, Hydnophoromeandraraea, Microphyllia, Latiastraea* und *Fungiastraea* entstammen, vertreten. Mit einem Anteil von 98 % an der Gesamtfauna prägen die kolonialen Formen diese Gemeinschaft.

Auch die Fauna der Brandenberger Gosau setzt sich aus 30 Arten der Gattungen *Agathelia, Heterocoenia, Placocoenia, Neocoenia, Complexastraea, Placophyllia, Peplosmilia, Placosmilia, Pleurophyllia, Aulosmilia, Nefocoenia, Diploastraea, Pleurocora, Actinacis, Actinaraea, Thamnaraea, Kobyastraea, Thamnasteria, Microsolena, Dimorphastraea, Fungiastraea, Thamnoseris* und *Pseudopolytremacis* zusammen. Koloniale Formen sind auch hier mit 98 % vertreten.

Beide Vergesellschaftungen weisen geringe taxonomische Überschneidungen auf. Dabei handelt es sich um die Formen *Microsolena distefanoi* (PREVER), *Microsolena kobyi* PREVER, *Complexastraea* cf. *seriata* TURNŠEK, *Pleurophyllia* sp. 1, *Actinaraea tenuis* MORYCOWA, *Fungiastraea exigua* (REUSS) und *Fungiastraea crespoi* (FELIX).

Die palökologische Charakterisierung der Korallenvergesellschaftungen wird unter Berücksichtigung des Mikrofaziesbildes, der Wuchsformen, der Porosität des Skeletts und der taxonomischen Auswertung vorgenommen:

Die Korallen des Allgäuer Schrattenkalks siedelten in Flachmeerbereichen mit sehr guten Licht- und Nährstoffverhältnissen. Unter diesen über längere Zeiträume stabilen Bedingungen konnten sich langlebige Gemeinschaften etablieren, welche oft Pinnacles und Saumriffe bildeten.

Die Korallen der Brandenberger Gosau siedelten in lagunären Bereichen des tieferen Subtidals, wobei sie am stärksten durch das instabile Weichsubstrat, reduzierte Lichtverhältnisse und einen hohen Nährstoffeintrag beeinflußt wurden. Unter diesen für die Korallen offensichtlich schwierigen Bedingungen entwickelten sich kurzlebige Vergesellschaftungen, welche sich oft als lockere Ansammlungen einzelner Individuen darstellen. Nur vereinzelt kam es zur Entwicklung kleindimensionierter Korallenbuildups oder Korallenrasen.

Eine weitere Charakterisierung der Korallenvergesellschaftungen wird durch die erstmalige Einbeziehung der Stenökie der Korallen aufgezeigt. Die Formen konnten 4 Kategorien zugeordnet werden, welche Aussagen zu unterschiedlichen Toleranzfähigkeiten einzelner Korallen zuließen:

Die Korallenfauna des Allgäuer Schrattenkalks wird durch Formen aus 3 gleichgroßen Kategorien (von „stark toleranzfähig" bis „sehr eingeschränkt toleranzfähig") ge-

Dr. ROSEMARIE C. BARON-SZABO, Institut für Paläontologie, Freie Universität Berlin, Malteserstr. 74-100, Haus D, D-12249 Berlin.

bildet. Die gleichmäßige Verteilung von Korallen verschiedenster Ansprüche und Toleranzfähigkeiten wird als Reaktion auf einen vielseitigen Lebensraum gedeutet, welcher stark von der Korallenassoziation selbst beeinflußt und geprägt wird.

Die Korallenvergesellschaftungen der Brandenberger Gosau wird zu 80 % von Ubiquisten gebildet, wodurch sie den Charakter von Pioniergemeinschaften erhalten, welche auf rasch wechselnde Umwelteinflüsse am besten reagieren konnten.

Die Korallen des Allgäuer Schrattenkalks lassen enge Beziehungen zu Korallenvorkommen des gesamten tethyalen Raumes erkennen, wobei mit Faunen des südost- und osteuropäischen Gebietes bis zur Schwarzmeerregion die größten taxonomischen Verbindungen bestehen. Übereinstimmungen der Korallenfauna der Brandenberger Gosau mit weiteren Korallenvorkommen betreffen hauptsächlich Vergesellschaftungen des zentral- bis südeuropäischen Raumes.

Bezüglich der Vergesellschaftung der Korallen mit Rudisten wird festgestellt, daß aufgrund des sehr geringen Auftretens von Rudisten in den Korallenkalken des Allgäuer Schrattenkalks eine Korallen-Rudisten-Assoziation nur von untergeordneter Bedeutung ist. In einigen Korallenhorizonten der Brandenberger Gosau können verschiedene Formen von Korallen-Rudisten-Vergesellschaftungen beobachtet werden. Es werden zwei Assoziationstypen unterschieden:

Typ I stellt eine Vergesellschaftung von isoliert vorkommenden, kleinwüchsigen kolonialen Korallen und Rudisten dar, wobei die Korallen ausschließlich mit thamnasterioiden und plocoiden Formen vertreten sind und die Rudisten (hauptsächlich *Vaccinites*) vorwiegend Elevator-Morphotypen entwickelten. Bei diesem Typ findet sich meist kein Riffwachstum; selten kommt es zur Entwicklung von kleindimensionierten Korallen-Rudisten-Mounds.

Beim Typ II handelt es sich um eng aneinanderwachsende Korallen und Rudisten, wobei fast ausschließlich ästige Korallen vorliegen. Die Rudisten (meist *Vaccinites* und *Hippurites*) gehören auch hier vorwiegend in die Gruppe der Elevators. Oft sind sie zu Clustern zusammengeschlossen.

In den Arbeitsgebieten zeigt sich einereits, daß Rudisten die Lebensräume, welche für Korallen als optimal gesehen werden können, kaum besiedeln konnten und andererseits, daß fast ausschließlich die toleranzfähigsten Korallen in Assoziationen mit Rudisten zu finden sind.

SUMMARY

The taxonomy of the coral faunas of the Allgäu Schrattenkalk (Lower Aptian) and the Brandenberg Gosau (Lower Conacian) is dealt with in detail for the first time. Thirty species could be recognized in the coral facies of the Allgäu Schrattenkalk, representing the genera *Heliocoenia, Eohydnophora, Felixigyra, Cyathophora, Cladophyllia, Latusastraea, Eugyra, Hydnophora, Myriophyllia, Pseudomyriophyllia, Dermosmilia, Columnocoenia, Complexastraea, Clausastraea, Isastraea, Amphiaulastraea, Pleurophyllia, Paretallonia, Neocoeniopsis, Actinastraea, Microsolena, Comoseris, Eocomoseris, Hydnophoromeandraraea, Microphyllia, Latiastraea*, and *Fungiastraea*. 98 % of the specimens represent colonial forms.

In the Brandenberg Gosau, the fauna also consists of 30 species, representing the genera *Agathelia, Heterocoenia, Placocoenia, Neocoenia, Complexastraea, Placophyllia, Peplosmilia, Placosmilia, Pleurophyllia, Aulosmilia, Nefocoenia, Diploastraea, Pleurocora, Actinacis, Actinaraea, Thamnaraea, Kobyastraea, Thamnasteria, Microsolena, Dimorphastraea, Fungiastraea, Thamnoseris*, and *Pseudopolytremacis*. As in the Schrattenkalk, 98% of the corals are colonial forms.

Only a few taxa are found in both localities. These are the species *Microsolena distefanoi* (PREVER), *Microsolena kobyi* PREVER, *Complexastraea* cf. *seriata* TURNŠEK, *Pleurophyllia* sp. 1, *Actinaraea tenuis* MORYCOWA, *Fungiastraea exigua* (REUSS), and *Fungiastraea crespoi* (FELIX). The paleoecological significance of the coral faunas is evaluated by considering microfacies, growth forms, the porosity of the skeleton, and the taxonomy:

The corals of the Allgäu Schrattenkalk lived in shallow seas with optimal light and nutrient supply. Under these stable ecological conditions, coral faunas flourished over long periods of time, often forming pinnacles and fringing reefs.

The corals of the Brandenberg Gosau settled in subtidal lagoonal areas, influenced mainly by the unstable soft substrate and poor light conditions, and high influx of nutrients. Under these obviously unfavourable conditions, only short-lived faunas, mainly represented by non-bioconstructive assemblages of individuals, were present. Only rarely were small coral buildups or coral-thickets developed.

For a further characterization of the faunas, the stenotopic nature of the corals has been taken into consideration for the first time. The taxa could be grouped in four categories, resulting in an evaluation of the range of tolerance of single coral species:

Three equally represented categories are present in the coral fauna of the Allgäu Schrattenkalk („high range of tolerance" to „very limited range of tolerance"). The presence of corals of different ecological adaptations and ranges of tolerance reflect the diverse environment, which was influenced by the coral assemblages itself.

80% ubiquists dominate the coral assemblages of the Brandenberg Gosau, which are to be pioneer faunas. These faunas are well adaptated for coping with a rapidly changing environment.

The coral assemblage of the Allgäu Schrattenkalk is closely similar to other Tethyan faunas and corresponds to south-east to eastern European faunas, up to the Black Sea region. The coral faunas of the Brandenberg Gosau show taxonomic similarities only to other faunas from central or southern Europe.

Rudists are present in both localities. However, in the Allgäu Schrattenkalk, coral-rudist-associations are extremely rare, due to the low abundance of rudists. Two different types of coral-rudist-associations can be distinguished in the Brandenberg Gosau:

Type 1 is characterized by isolated, small colonial corals and rudists; corals are only represented by thamnasterioid and plocoid forms; rudists (most abundant genus: *Vaccinites*) are mainly by elevator-morphotypes. No real reefs are found of this type, but rarely, small-scaled coral-rudist-mounds are developed.

Type 2 is characterized by closely associated rudists and corals, the latter is almost exclusively represented by branching forms. As in Type 1, rudists (commonly *Vaccinites* and *Hippurites*) are mainly represented by elevator-morphotypes, often arranged into clusters. In conclusion, rudists were obviously not very well adaptated for the environments preferred by corals, and, moreover, corals with a very high range of ecological tolerance are generally found in association with rudists.

INHALT

VORWORT UND DANK

Die vorliegende Arbeit wurde von Herrn PD Dr. Richard HÖFLING (München) angeregt. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte die Durchführung dieses Projekts finanziell (Projektnummer: Ho 1198/6-1). Gemeinsame Geländeaufenthalte mit den Münchner Kolleginnen Frau Dipl.-Geol. Iris EBI und Frau Dipl.-Geol. Bettina FISCHER in den Allgäuer Schrattenkalk und Herrn Dr. Diethard SANDERS (Innsbruck) in die Brandenberger Gosau sowie der ständige Informationsaustausch mit ihnen erleichterte die Arbeit erheblich. Zur Lösung von Problemen der Korallensystematik halfen ständige Gespräche und Diskussionen mit Frau Prof. Dr. Ewa RONIEWICZ (Warschau) und Prof. Dr. Elżbieta MORYCOWA (Kraków). Zusammen mit Frau Dr. Dragica TURNŠEK (Ljubljana) und Frau Dr. Helena ELÁŠOVÁ (Prag) stellten sie mir Vergleichsmaterial und z.T. seltene Literatur zur Verfügung. Die Damen Dr. Ursula LAUXMANN (Museum Stuttgart) und Dr. Judith Lang (Austin, Texas) sowie die Herren Dr. Franz STOJASPAL (Bundesanstalt Wien), Dr. Karl KLEEMANN (Universität Wien), Prof. Dr. Klemens OEKENTORP und Herr Dr. Markus BERTLING (beide Münster) sowie Dr. Stephen Cairns (Smithonian Institution, Washington, D.C.) ermöglichten das Studium von Originalmaterial. Sehr aufschlußreich waren Beobachtungen rezenter Riffe der Karibik und des Roten Meeres, welche im Rahmen von Exkursionen unter der Leitung von Herrn PD Dr. Jörn GEISTER (Bern) ermöglicht wurden. Bei der Bewertung des Rudistenmaterials stand mir Herr PD Dr. Thomas STEUBER (Köln) zur Seite. Die Aufbereitung der Proben entstand durch die tatkräftige Unterstützung von Frau Dipl.-Geol. Karina KUSSIUS und Herrn Norbert WITTKE (beide Berlin). Besondere Erwähnung verdient Graf von WALDBURG-WOLFEGG, der es ermöglichte, im Naturschutzgebiet des „Hohen Ifen" zu arbeiten.

Mein besonderer Dank gilt Herrn PD Dr. Richard HÖFLING (München), Frau Dr. Dragica TURNŠEK (Ljubljana) und Herrn Prof. Dr. Helmut KEUPP (Berlin). Ihre Unterstützung, Anregungen und ständiges Interesse während der gesamten Untersuchungen trugen erheblich zum Fortgang der

Arbeit bei. Herrn Dr. Markus BERTLING (Münster) und besonders Herrn Dipl.-Geol. Oliver RAUHUT möchte ich sehr herzlich für ihre konstruktive Kritik und Diskussionsbereitschaft danken. Sie waren für mich stets hilfreiche Gesprächspartner.

1. EINFÜHRUNG

1.1 THEMENSTELLUNG, ZIELSETZUNG

Die Korallenfazies der alpinen Kreide war bislang fast ausschließlich durch zahlreiche oberkretazische („Gosau"-) Lokalitäten bekannt. Eine der wenigen Korallen-führenden „Gosau"-Abfolgen, von denen keine taxonomischen Bearbeitungen der Scleractinia vorliegen, stellt das durch HERM (1977) beschriebene „Atzlprofil" der Brandenberger Gosau dar. Über die Korallenvorkommen der alpinen Unterkreide (Allgäuer Schrattenkalk) lieferte erst SCHOLZ (1979) einige genauere Daten. Eine umfassendere Untersuchung der Korallenassoziationen beider Lokalitäten lag nahe. Neben der taxonomischen Bearbeitung sollte sich eine ökologische Charakterisierung und Gegenüberstellung der Korallenfaunen sowie Betrachtungen zur Vergesellschaftung der Scleractinia mit Rudisten anschließen.

Diese Arbeit stellt eine Ergänzung zu den Projekten dar, welche im Rahmen des Schwerpunktprogramms „Globale und regionale Steuerungsprozesse biogener Sedimentation" der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) unternommen wurden.

1.2 PROBENNAHME

Innerhalb der Ablagerungen des Oberen Schrattenkalks zeigt sich weder lithofaziell noch hinsichtlich der Korallenfauna eine Zonierung. Von den einzelnen Aufschlußpunkten wurden die Proben in Abständen von bis zu 1 m orientiert entnommen. Aufgrund der freundlichen Bereitstellung zusätzlicher Proben der Kolleginnen EBI, FISCHER und LEIS vom Paläontologischen Institut München, welche aus parallel zu dieser Arbeit ausgetragenen Diplomarbeiten und -kartierungen gewonnen wurden, erhöhte sich das verfügbare Material beträchtlich. Besondere Erwähnung verdient der Privatsammler Herr JOSEF MERBELER, der entsprechendes Material freundlicherweise zur Verfügung stellte. Insgesamt standen ca. 500 Proben zur Auswertung. Auch die Gewinnung dieser Exemplare erfolgte wie oben beschrieben.

Das Profil der Brandenberger Gosau ist lithofaziell sowie teilweise auch hinsichtlich der Faunen deutlich zoniert. Die Proben wurden meist horizontiert dem Profil entnommen. In den höheren Profilabschnitten, welche die oberen Bereiche eines Steilhanges formen und teilweise unzugänglich sind, mußte auf eine zonierte Probennahme weitgehend verzichtet werden. Insgesamt standen ca. 450 Proben zur Bearbeitung.

1.3 MATERIALAUFBEREITUNG UND UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Die Korallen der Brandenberger Gosau lagen meist freigewittert vor. Aufgrund des stark abgerollten Zustandes konnten Aussagen zu feineren makroskopischen Strukturen (z.B. Auftreten von Körnelung der Septenoberränder) nicht getroffen werden. Die Exemplare aus dem Allgäuer Schrattenkalk befanden sich, bis auf wenige Ausnahmen (z.B. einige Exemplare der *Clausastraea plana* FROMENTEL), im massiven Gesteinsverband. Die Oberfläche dieser Kalke ist stark angewittert und einzelne Organismen sind im Gelände kaum differenzierbar.

Bei den Korallen beider Lokalitäten mußte auf eine Beschreibung äußerer Merkmale weitgehend verzichtet werden. Soweit das Material es zuließ, wurden orientierte Quer- und Längsschnitte angefertigt. In Korallenstöcken mit starker Sammelkristallisation waren die Strukturen oft nur schwach erkennbar, besonders in Longitudinalschliffen. Somit stützt sich der Schwerpunkt der Bestimmung auf die Querschnittschliffe. Die Charakterisierung der Mikrofazies erfolgt *sensu* DUNHAM (1962).

Das Probenmaterial ist in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München unter der Inventarnummer BSP 1997 V hinterlegt.

1.4 DEFINITION BESCHREIBENDER BEGRIFFE UND MASSEINHEITEN

Bei der Beschreibung der Korallenfaunen wurden folgende Abkürzungen benutzt:

d: Kelchdurchmesser;
dl: Durchmesser des Lumens;
c-c: Abstand der Kelchzentren voneinander;
s: Anzahl der Septen je Kelch;
s/mm: Anzahl der Septen auf x mm;
diss/mm: Anzahl der Dissepimente auf x mm;
col-col: Abstand der Collines voneinander.

Zu den Beschreibungen der einzelnen Skelettelemente (z.B. Columella, Septen, usw.) sei auf die bereits bestehenden ausführlichen Erläuterungen in ERRENST (1990) und LAUXMANN (1991) verwiesen. Nachfolgende Aussagen zur Diversität liegen dem Biodiversitätskonzept *sensu* NOSS (1990) zugrunde, bei dem 3 Merkmalsgruppen unterschieden werden, welche in wechselseitiger Abhängigkeit zueinander stehen. Dabei handelt es sich um die Bereiche „Zusammensetzung" (Identität und Vielfalt der Elemente),

„Struktur" (physikalische Organisation oder Muster der Elemente) und „Funktion" (ökologische und evolutionäre Prozesse).

Der Terminus „Urgon" (bzw. -fazies") wird *sensu* RAT (1959) verstanden und beinhaltet (ohne strengen stratigraphischen Bezug, jedoch auf die höhere bis mittlere Unterkreide begrenzt) folgende wichtigste Kriterien: massive Kalke mit differenzierter Mikrofazies, kaum terrigene Beeinflussung und eine Biofazies, die durch Rudisten (besonders *Toucasia*) charakterisiert wird.

1.5 VERWENDETE SYSTEMATISCHE EINTEILUNG

Die systematische Zuordnung erfolgt hier weitgehend nach ALLOITEAU (1952, 1957). Abweichungen von dieser Klassifikation betreffen die Unterordnungen Faviina VAUGHAN & WELLS 1943, Dendrophylliina VAUGHAN & WELLS 1943, Heterocoeniina BEAUVAIS 1982 und Microsolenina MORYCOWA & RONIEWICZ 1995 sowie die Familien Agatheliidae L. BEAUVAIS & M. BEAUVAIS 1975 und Pachyphylliidae BEAUVAIS 1982.

Alle bislang bekannten Klassifikationsmodelle für fossile Scleractinia basieren auf den morphologischen Ausbildungen (z.B. poröse oder kompakte Septen, Entwicklungen der Wandstrukturen, usw.) (Autoren siehe oben). Während dies für höhere taxonomische Niveaus (Ordnung, Unterordnung, Familie) uneingeschränkt gilt, erhält in den unteren taxonomischen Levels (Arten und Unterarten, z.T. Gattungen) der stratigraphische Wert der einzelnen Formen große Bedeutung für die taxonomische Zuordnung (vgl. ALLOITEAU 1957; LÖSER 1995: 54; u.a.). Diese Vorgehensweise hat zur Folge, daß auch Vertreter gleicher morphologischer Entwicklung als unterschiedliche Taxa betrachtet werden, wenn sie in ihrem stratigraphischen Wert nicht übereinstimmen. Hier sei bezüglich der taxonomischen Einstufung darauf hingewiesen, daß nach phänotypischen Gesichtspunkten klassifiziert wurde. Eine mögliche Konsequenz kann die Erweiterung der stratigraphischen Verbreitung einzelner Formen bedeuten, da der Auffassung gefolgt wird, daß gleichartige morphologische Ausbildungen vor dem stratigraphischen Wert der Vertreter Priorität besitzen.

Bedeutung der Mikrostruktur für die Systematik der Scleractinier:

In den letzten Jahrzehnten hat die Mikrostruktur der Scleractinier erheblich an Bedeutung gewonnen (z.B. GILL 1967, 1981; CHEVALIER 1971; CUIF 1972, 1975b, 1977; RONIEWICZ 1983; GILL & LAFUSTE 1987; MORYCOWA & RONIEWICZ 1989, 1995). Da die Mikrostruktur in immer stärkerem Maße als Grundlage für die systematischen Zuordnungen fossiler Taxa benutzt wird (z.B. CUIF 1975a, BEAUVAIS 1981, 1986; MORYCOWA & RONIEWICZ 1989, 1995; KOLODZIEJ 1995), findet sich im Folgenden eine Zusammenfassung wichtigster mikrostruktureller Bildungen.

Die Einteilung nach der Mikrostruktur erfolgt *sensu* RONIEWICZ & MORYCOWA (1989) und MORYCOWA & RONIEWICZ (1994), wonach das Skelett der Scleractinia in zwei Mikrostrukturtypen auftritt:

Typ I stellt eine fasciculare, z.B. non-trabekuläre, Skelettentwicklung dar. Vertreter dieses Typs sind bislang nur aus der Trias und dem Unterjura bekannt (z.B. Formen der Unterordnung Stylophylliina BEAUVAIS, 1981) und spielen somit für die hier bearbeiteten Korallen keine Rolle.

Typ II bezeichnet Korallen mit trabekulärer Skelettentwicklung. Bei diesem Typ ist sowohl die Organisationsform der Trabekel als auch ihre Größe von Bedeutung. Die Organisationsform der Trabekel kann einfach, zusammengesetzt oder divergent sein („simple, compound or divergent trabeculae"). Ihre Größe wird in kleine (oder „Minitrabekel"), mittelgroße und große Trabekel (oder „Großtrabekel") gestuft (= „mini-, medium-sized and thick trabeculae"). Dabei handelt es sich um klar definierte Dimensionen: Minitrabekel sind bis 50 µm groß, mittelgroße Trabekel erreichen 50-100 µm und Großtrabekel sind >100µm. Bemerkenswert ist, daß jeder Trabekeltyp in jeder Größe auftreten kann.

Von der Mikrostruktur ist auch die Ornamentierung der Septen direkt abhängig. Beim Typ II können die Außen- und Oberränder glatt, denticulat oder moniliform sein; die Septenseitenflächen weisen Granulae, Pennulae und/oder Meniane auf (im Gegensatz zu Typ I, bei dem die Außen- und Oberränder der Septen grob ornamentiert und die Septenseitenflächen glatt sind).

Die Entwicklung der einzelnen Ornamentierungen kann eine Folge sehr unterschiedlicher mikrostruktureller Gegebenheiten sein. So kommt es unter folgenden Voraussetzungen zur Bildung von Granulae:

a) aus einfachen Trabekeln mit fakultativ entwickelten Faszikeln gehen irreguläre Granulae hervor (z.B. Vertreter der Unterordnung Pachythecaliina ELIÁŠOVÁ, 1976),
b) aus zusammengesetzten Trabekeln entwickeln sich Sekundärtrabekel, welche als Granulae auftreten (z.B. *Isastraea*, *Mesomorpha*),
c) bei divergenten Trabekeln endet jedes Segment als Granulae (z.B. *Columnocoenia*).

Der Entwicklung von Pennulae können zwei Ursachen zugrunde liegen:

a) zusammengesetzte Trabekel mit der Entwicklung von Sekundärtrabekeln, welche als Pennulae auftreten (z. B. *Thamnasteria*),
b) zusammengesetzte Trabekel, bei denen die Haupttrabekel aus Faserfaszikel bestehen. Aus diesen Faserfaszikeln bilden sich deutlich begrenzte Faszikel, welche sich dann zu Pennulae verbinden (z.B. Vertreter der Familien Latomeandridae und Microsolenidae).

Die Bildung von Menianen ist der der Pennulae sehr ähnlich. Es gibt drei Entstehungsmöglichkeiten wobei

a) sich zusammengesetzte Trabekel, bei denen die Haupttrabekel aus Faserfaszikel bestehen, deutlich begrenzte Faszikel bilden, welche sich zu Menianae verbinden,
b) einfache Trabekel, bei denen die Hauptfaszikel Verlängerungen aus Faserfaszikeln aufweisen, zu Meniane verschmelzen können (z.B. Vertreter der Familien Astraeomorphidae, Procyclolitidae),

c) zusammengesetzte Trabekel mit Entwicklung von Sekundärtrabekeln als Meniane auftreten (z.B. *Thamnasteria*).

1.6 ZUR KORALLENÖKOLOGIE

Als Grundlage für die palökologische Interpretation fossiler Korallenvorkommen dienen vor allem Erkenntnisse aus rezenten Beobachtungen. Weitreichende Erläuterungen zu Lebensweise, Morphologie, Ökologie, Verhalten usw. geben u.a. YONGE (1963), KUHLMANN (1970, 1971, 1974, 1984), MORTON (1974), GEISTER (1975, 1983), FAUKNER & CHESHER (1979), GOREAU et al. (1979), SCHUHMACHER (1988), VERON (1993), SOROKIN (1995), vgl. auch SHEPPARD (1982). Während sich diese Beobachtungen auf sehr komplexe Systeme (Riffökosysteme) beziehen, stellen vielfältige Untersuchungen bezüglich einzelner Teilaspekte zur Biologie bzw. Ökologie von Korallen wichtige Ergänzungen dar. Dabei handelt es sich z.B. um Betrachtungen zu Wachstumsraten (HOFFMEISTER & MULTER 1964; SHINN 1966; LEWIS et al. 1968; WEBER & WHITE 1977; INSALACO 1996), zur Physiologie/ Einfluß des Nährstoffangebots (EDMONDSON 1928; FRANZISKET 1970; GOREAU et al. 1971; GLYNN 1973; YONGE 1973; ROGERS 1979; HALLOCK & SCHLAGER 1986; HALLOCK 1988; ATKINSON et al. 1995; AYUKAI 1995; ATKINSON 1996), zu Besiedelungsmuster/Larvalentwicklung (SCHUHMACHER 1974; EDINGER & RISK 1995), zu Mobilität/ Substrat- bzw. Sedimentationseinfluß (ROY & SMITH 1971; HUBBARD & POCOCK 1972; DODGE et al. 1974; GLYNN 1974; GILL & COATES 1977; LASKER 1980; DULLO & HECHT 1990), zur Bathymetrie (ALLEN & WELLS 1962; WELLS 1967; SCHUHMACHER 1979; GEISTER 1984; FRICKE & MEISCHNER 1985), zum Einfluß kinetischer Energie auf die Wuchsformen (CHAMBERLAIN & GRAUS 1975; GRAUS et al. 1977; GEISTER 1983; LEWIS 1989), zu den Wuchsformen im allgemeinen (BARNES 1973; HUBBARD 1974; ABBOTT 1975; GRAUS & MCINTYRE 1976; FOSTER 1979, 1985; CHAPPELL 1980; STEARN 1982; FRICKE & SCHUHMACHER 1983) und zur Funktionsmorphologie (ABBOTT 1974; PORTER 1976; COATES & JACKSON 1987; SCHLICHTER 1992; vgl. auch GILL & COATES 1977). Anhand dieser Beobachtungen geht man bei taxonomisch und morphologisch diversen Vergesellschaftungen hermatyper Korallen von folgenden „optimalen" Bedingungen aus: Wassertemperatur von ca. 25 °C (Toleranz 18°-32°C), gutdurchlichtetes, wellenbewegtes Wasser, Wassertiefe bis 20 m (max. 120 m), kaum oder fehlende Wassertrübung, festes Substrat, stabile Salinitätsverhältnisse (Fig. 1). Da sich Korallenassoziationen in geologisch nicht auflösbaren Zeiträumen verändern können (vgl. Diskussion in BARON-SZABO 1994), möglicherweise also beliebig viele nacheinander existierende Vergesellschaftungen pro Horizont vorliegen und zudem Korallen über Adaptationmuster verfügen, die ihnen gegenüber wechselnden Umwelteinflüssen Existenz, Wachstum und Reproduktion sichern können (KUHLMANN 1984, 1991), sollte mit dem `Aktualistischen Prinzip´ jedoch nicht sorglos umgegangen werden (ROSEN 1975; WALLACE & SCHAFERSMAN 1977; KUHLMANN 1989). Bei der Charakterisierung fossiler Korallenvergesellschaftungen spielen aufgrund eingeschränkt erhaltungsfähiger Strukturen (nur Hartteile) Parameter eine Rolle, welche in direkter Abhängigkeit mit der Skelettentwicklung stehen. Dazu zählen die Ausbildung der Wuchsformen, die Größe einzelner Individuen, Polypargröße und weitere Merkmale, wie z.B. die Porosität des Skeletts, mikrostrukturelle Gegebenheiten, usw. Während die ökologische Verwertbarkeit mikrostruktureller Charakteristika noch diskutiert wird (z.B. Pennulae, SCHLICHTER 1992; GILL & SANTANTONIO 1995), werden zu den anderen Skelettmerkmalen zahlreiche Interpretationsmöglichkeiten angeboten (Autoren wie oben).

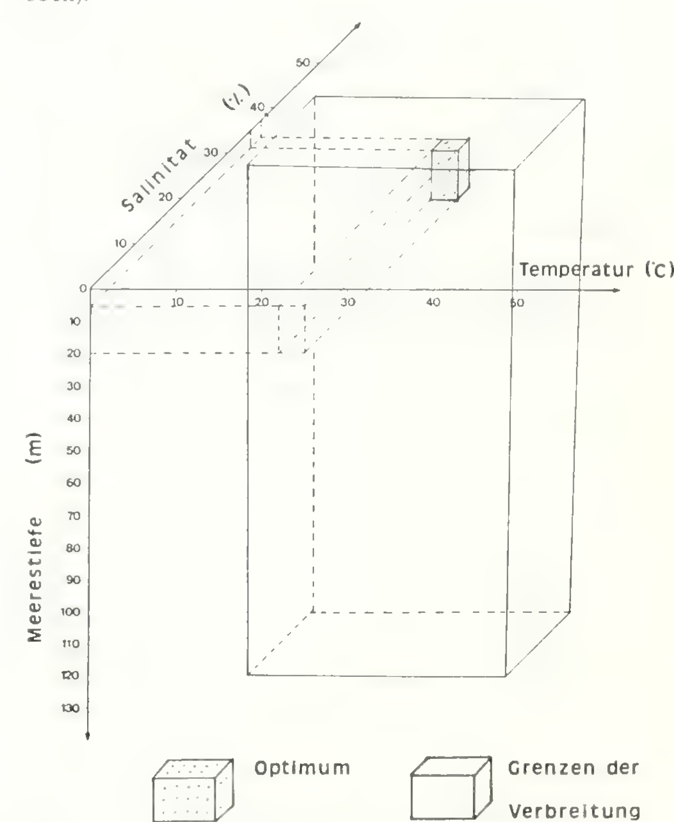


Fig. 1: Verbreitung hermatyper Korallen in Abhängigkeit von Salinität, Temperatur und Licht (nach WELLS 1967, FRICKE & HOTTINGER 1983, GEISTER 1983, SCHUHMACHER 1988 und SCHLICHTER et al. 1994).

2. DER ALLGÄUER SCHRATTENKALK

2.1 LAGE DES ARBEITSGEBIETES

Die Fundpunkte befinden sich in den Allgäuer Alpen zwischen Oberstdorf und dem Hohen Ifen (Fig. 2). Da im allgemeinen leicht zu erkennende Orientierungspunkte im Gelände fehlen, sind die Fundstellen unter der Angabe von Hoch- und Rechtswerten aufgeführt (siehe Anhang). Ein Großteil der Proben entstammt den Regionen nördlich (Mitteleck, Untere Gottesackerwände und Windecksattel), nordöstlich (Höflewald, Seealpe, Mahdtal und Kürenwald) und südlich der Oberen Gottesackerwände (Lokalität

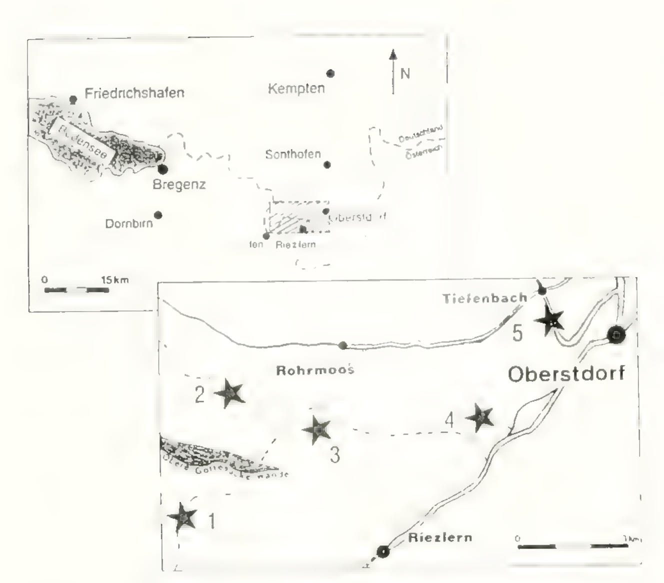


Fig. 2: A: Lageskizze des Arbeitsgebietes Allgäuer Schrattenkalk. B: Vergrößerter Ausschnitt von A. Die ★ kennzeichnen die Regionen, denen die Proben entstammen: 1: Lokalität „Obere Gottesackerwände", Kürental, Brandalpe, Gottesackerloch, Hoher Döllen; 2: Mitteleck, Untere Gottesackerwände, Windecksattel; 3: Höflewald, Seealpe, Mahdtal, Kürenwald; 4: Engekopf; 5: untere Gundalpe, Falkenberg, Lochbachstrasse, Schwarzenberg.

„Obere Gottesackerwände", Kürental, Brandalpe, Gottesackerloch und Hoher Döllen) sowie westlich bis südwestlich von Oberstdorf (Engekopf, Untere Gundalpe, Lochbachstrasse, Schwarzenberg und Falkenberg)

2.2 KENNTNISSTAND

Das Vorkommen von Korallen im Allgäuer Schrattenkalk wurde bereits von HEIM (1921), wie auch später von ZACHER (1973) und SALOMON (1987), erwähnt. Im Rahmen seiner Studie über Faunengemeinschaften des Helvetikums lieferte SCHOLZ (1979) die bislang einzigen taxonomischen Beschreibungen von 8 Korallengattungen dieser Region. Dabei handelt es sich u.a. um Arten der Gattungen *Eugyra, Stylosmilia, Pentacoenia, Isastraea* und *Polytremacis*.

2.3 GEOLOGISCHER UND PALÄOGEOGRAPHISCHER RAHMEN

Innerhalb der Helvetischen Hauptdecke (Säntisdecke) stellt der Allgäuer Schrattenkalk späte Ablagerungen eines weitgehend stabilen Schelfes dar (ZACHER 1973). Die Entwicklung dieses am passiven europäischen Kontinentalrandes gelegenen Schelfes beginnt im Tithon mit den biogenen Tros-Kalken (proximaler Schelfbereich) und den pelagischen Quinten-Kalken im distalen Schelfbereich (WYSSLING 1986). Im frühen Mesozoikum gehörte der helvetische Ablagerungsraum noch zum germanischen Faziesbereich (LEMCKE 1973, vgl. auch SCHOLZ 1984). Nach FUNK et al. (1993) besaß diese helvetische Plattform eine E-W-Ausdehnung von mindestens 1500 km mit einer Breite von bis zu 100 km. Ihre räumliche Erstreckung zog sich von der Provence in Südfrankreich (z.B. CLAVEL et al. 1987) bis zu den slowakischen Karpathen (MICHALIK & VAŠICEK 1989) (Fig. 3). Dabei konnten maximale Sedimentmächtigkeiten von 1000 m festgestellt werden (FUNK et al. 1993). Das Gebiet des Allgäuer Schrattenkalks lag höchstwahrscheinlich auf dem 35 N´ Breitengrad (BARRON 1987). Die heutige Position ergibt sich aus der Kontinentaldrift der europäischen Platte. Mit der Ablagerung des Oberen Schrattenkalks während des Zeitraums Ober-Barrême bis Unter-Apt findet die Plattformentwicklung ihren Höhepunkt. Charakteristisch ist hier das Auftreten von patch-reef Bildungen unterschiedlichster faunistischer Zusammensetzung (RICHTER 1984; SCHOLZ 1984), welche im Bereich des Allgäuer Schrattenkalks auf eine E-W-streichende Zone beschränkt sind (ZACHER 1973; SCHOLZ 1984).

Der bis dahin weitgehend stabile Schelf wird im Mittel-Apt durch Subsidenzschübe beeinflußt, welche zuerst in



Fig. 3: Verteilung der Land- und Wassergebiete zur Ablagerungszeit des Allgäuer Schrattenkalks ([?Ober-Barrême-] Unter-Apt); ★ = Ablagerungsgebiet. Karte verändert nach TYSON & FUNNEL (1987).

den distalen Schelfregionen zu bathymetrischen Differenzierungen führen (Mittagsspitz-Fm.) und später auch transgressiv auf die Plattformbereiche übergreifen (Grünten-Mb.) (BOLLINGER 1988). Während dieses Zeitraumes machen sich die ersten Auswirkungen der Austrischen Phase bemerkbar, was zur fortschreitenden Instabilität des Untergrundes führt. Mit der weltweit auftretenden ‚Mittelkreidetransgression´ (BERGNER et al. 1982) endet auch die Plattformentwicklung des Schrattenkalks (BOLLINGER 1988). Eine deutlich abnehmende Karbonatproduktion, die Bildung phosphoritischer Ablagerungen sowie vermehrte glauko-siliziklastische Sedimente deuten auf grundlegende Umgestaltungen, welche den Wechsel von der „neritischen" Unterkreide zur „pelagischen" Oberkreide einleiten (BOLLINGER 1988).

2.4 STRATIGRAPHIE

Ursprünglich erfolgte die stratigraphische Einstufung des Schrattenkalks anhand der Ammoniten, welche in den ihm

über- und unterlagernden Sedimenten zu finden sind (SCHOLZ 1984). Aufgrund der stark heterochronen Ausbildung der Schrattenkalk-Untergrenze (sie setzt gegen S mit zunehmend jüngeren Schichten ein) reicht der Beginn der Schrattenkalk-Fm. vom Unter-Barrême bis Unter-Apt (BOLLINGER 1988) (Fig. 4). Die Formationsobergrenze wird mit Hilfe von Orbitolinen und seltenen Ammonitenfunden diachron bis in das Ober-Apt verfolgt.

Die Korallenkalkhorizonte des Schrattenkalks konnten anhand weniger Funde von *Palorbitolina lenticularis* (BLUMENBACH, 1805) in den Zeitraum (?Ober-Barrême-) Unter-Apt gestuft werden (vgl. auch EBI 1996).

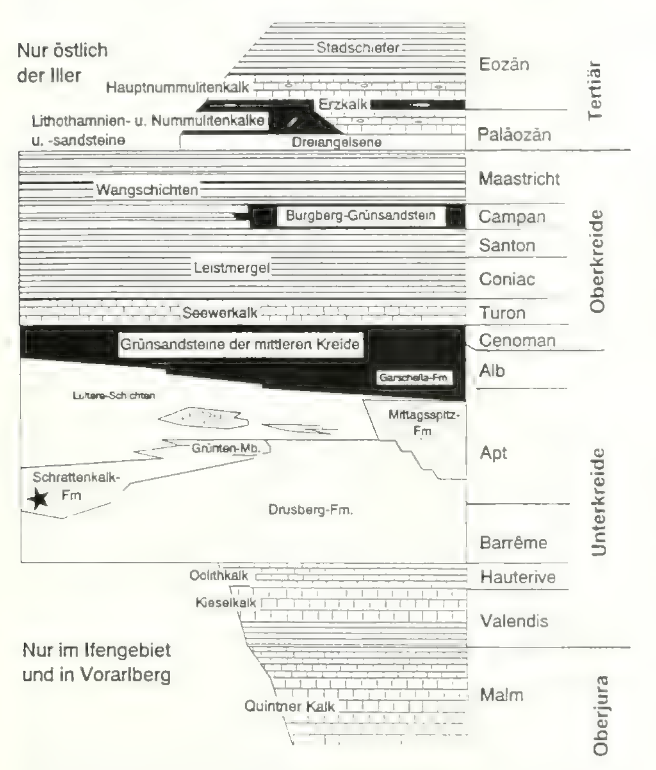


Fig. 4: Stratigraphische Abfolge des Helvetikums (verändert nach SCHOLZ & SCHOLZ 1981 und BOLLINGER 1988). ★ = stratigraphisches Niveau der untersuchten Karbonatkomplexe.

2.5 LITHOFAZIES

2.5.1 Allgemeine lithofazielle Entwicklung des Schrattenkalks

HEIM (1916) unterteilte den Schrattenkalk in zwei Member - in das untere und obere Schrattenkalk-Member. Die dazwischenliegenden mergeligen Orbitolinenschichten teilte er wiederum in die „Untere" und „Obere" Orbitolinenschichten („Obere" Orbitolinenschichten = Grünten-Member). Aufgrund des völligen Fehlens dieser Schichten in den südlichen Bereichen der Säntisdecke ist eine derartige Unterteilung des Schrattenkalks dort nicht möglich. Daher wird entsprechend BOLLINGER (1988) innerhalb der Schrattenkalk-Fm. ein gleichnamiges Member ausgeschieden und die Bezeichnung „unterer" und „oberer" Schrattenkalk nur informell benutzt.

Das Schrattenkalk-Member ist vielseitig ausgebildet, was sowohl das faunistische Inventar, als auch die verschiedenen Mikrofaziestypen betrifft (z.B. SCHOLZ 1979, 1984; BOLLINGER 1988; SALOMON 1989; EBI 1996). Eine allgemeine Charakterisierung ist daher ausgesprochen schwierig. Überwiegend finden sich jedoch grobbankige, oft massige, bioklastische Arenite bis Rudite. Diese bräunlich bis gelblichgrauen, mikritisch bis sparitischen Gesteine weisen oft schnelle Wechsel zwischen grob- und feinkörnigen Varietäten auf. Vereinzelte, partielle Verkieselungen, teilweise vollständig dolomitisierte Schichtfolgen sowie stylolithische Überprägungen und schwach glaukonitische Arenite sind weitere Merkmale dieses Members (BOLLINGER 1988). Besonders im oberen Schrattenkalk finden sich zahlreiche Vorkommen verschiedenartigster *buildups* (SCHOLZ 1979, 1984; BOLLINGER 1988; SALOMON 1989; FISCHER 1996). Wichtigste biokonstruktive Organismen stellen darin Rudisten, Korallen und coralline Schwämme dar.

Die Orbitolinenschichten (= „untere" Orbitolinenschichten *sensu* HEIM (1916)) zeichnen sich besonders durch den erhöhten Eintrag an terrigenem Material aus. Zusammen mit z.T. enormen Mengen an Orbitolinen bilden gradierte oder kreuzgeschichtete Silt- und Feinsandlagen charakteristische Merkmale dieser lithostratigraphischen Einheit (BOLLINGER 1988). Allerdings können auch innerhalb dieser Ablagerungen typische Bänke des Schrattenkalks beobachtet werden.

Das Grünten-Member (= „Obere" Orbitolinenschicht *sensu* HEIM (1916); = Schönhaldenkopfschichten *sensu* LIEDHOLZ (1959)) wird durch siltig-sandige, schwach glaukonitische und Pyrit-führende, kalkige, z.T. schiefrige Mergel charakterisiert, welche mit schwach sandigen, gebankten, spätig-grobklastischen Kalken wechsellagern (BOLLINGER 1988; SALOMON 1989; FISCHER 1996). Stellenweise finden sich feinkörnige, dichte Kalke, welche z.T. einen Anteil an planktonischen Foraminiferen sowie eine Chert-Führung aufweisen (z.B. FICHTER 1934, vgl. auch BOLLINGER 1988).

Nach BOLLINGER (1988) erreicht die Schrattenkalk-Fm. im Vorarlberger-Allgäuer Helvetikum im allgemeinen eine Mächtigkeit von ca. 130-160 m, selten bis 300 m, wobei die größten Mächtigkeiten im nördlichen Südhelvetikum zu beobachten sind.

Die Orbitolinenschichten weisen variable Mächtigkeiten von bis zu 20 m, das Grünten-Member 10-40 m auf.

2.5.2 Die Korallenhorizonte des Allgäuer Schrattenkalks

Die Entwicklung von Korallenkalken im Allgäuer Schrattenkalk (Fig. 5) ist auf die obersten Bereiche des Schrattenkalkes beschränkt („oberer Schrattenkalk" *sensu* HEIM 1916). Es handelt sich um mittelgraue bis leicht gelbliche, massive Kalke, die keine Bankung erkennen lassen. Im frischen Bruch zeigen sie eine nur leicht dunklere Farbe. Diese verwitterungsresistenten Gesteine formen im Gelände oft ausgedehnte, massige und gut zu erkennende, wenige Meter mächtige Erhebungen.

Das Mikrofaziesbild weist diese Kalke als partiell verkieselte Pack- bis Rudstones aus. Als SiO_2-Lieferanten können Kieselschwämme angenommen werden. An sehr wenigen

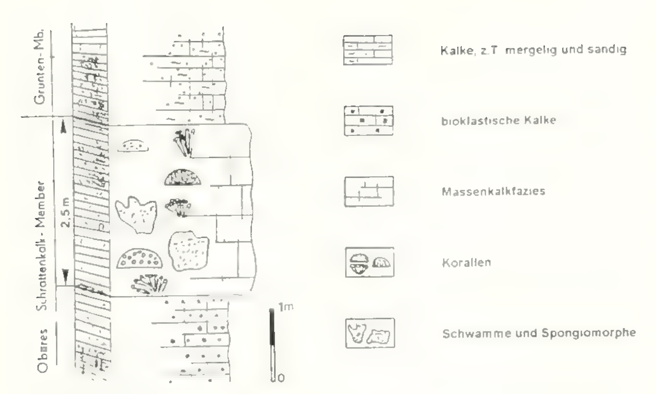


Fig. 5: Lithofazielles Profil des Oberen Schrattenkalk-Members der Lokalität „Mitteleck".

Stellen sind Korallenkolonien gerüstbildend *in situ* erhalten, so daß in diesen Fällen eine Framestone-Bildung vorliegt. Bemerkenswert ist der Umstand, daß der überwiegende Teil der als Bioklasten vorliegenden Korallenkolonien im Schliffbild ausgesprochen eckig erhalten ist. In Verbindung mit der Tatsache, daß Clioniden-Bohrspuren kaum erkennbar sind, stellt dies nach BERTLING (freundl. mündl. Mitt., 1996) einen Hinweis für hohe Energiebereiche dar, wobei Clioniden extrem stark tätig waren und einen Großteil der Korallenoberfläche wegbohrten. Unter dem Einfluß hoher Wellenenergie wurden entsprechende Reste weggerissen und eckige Oberflächen erhalten.

Eine fleckenhafte Verkieselung an Matrix und Biogenen kann oft beobachtet werden. Nach SIEVER (1962), LASCHET (1984) u.a. sind wichtige Faktoren, die zur Fällung von Kieselsäure führen, organisches Material, niedriger pH-Wert und hoher CO_2-Gehalt. Da letztere Faktoren auch zur Fällung von Kalk führen, besteht ein Hauptfaktor für die selektive Verkieselung (bei gegebener Kieselsäurezufuhr) aus dem Gehalt an zersetzbarem organischen Material (SIEVER 1962; vgl. auch BOHM 1992 sowie ausführliche Diskussion in REHFELD 1996).

Neben den Korallen findet sich eine reichhaltige Begleitfauna. Zahlreich vertreten sind miliolide Foraminiferen sowie auch rotaliide (*Lagena, Lenticulina, Nodosaria, Glomospira*) und besonders textulariide Formen (Orbitolinen, vgl. auch Kap. 2.4 Stratigraphie, *Sabaudia*). Häufig können Dasycladaceen (z.B. *Clypeina, Acicularia, Salpingoporella hasi, S. muehlbergi*) und coralline Rotalgen (*Lithophyllum, Lithoporella*) beobachtet werden. Nach WRAY (1977) finden sich rezente Dasycladaceen in sandigen bis schlammigen, normalmarinen, niederenergetischen Bereichen tropischer bis subtropischer Meere, wobei sie Wassertiefen bis 5 m (max. 30 m) bevorzugen. Kleine Gastropoden (max. wenige mm groß), Bryozoen (oft cyclostomate Formen), Serpeln, lithistide Demospongiae, thalamide Kalkschwämme (*Barroisia*) und coralline Schwämme sowie Problematika (z.B. *Cayeuxia*) und sessile Foraminiferen (*Lithocodium*) sind in unterschiedlicher Häufigkeit vertreten. Teilweise finden sich kleine (bis ca. 300 µm), oft ganzschalig erhaltene Ostrakoden. Fragmentarisch treten Brachiopoden sowie hippuritoide (Radiolitidae, selten ganzschalig erhalten) und pteromorphe (Pectinacaea ?) Muscheln auf. Spuren von Bioerosion durch lithophage Muscheln sind an Korallen, Schwämmen und Spongiomorphen häufig zu beobachten.

Neben den rein biogenen Komponenten wird ein Großteil der Partikel von Rindenkörner (micritic enveloped grains) gebildet, welche z.T. vollständig von der Mikritisierung betroffen sind (= Bahamitpeloide; FLUGEL 1978: 107). Da diese Mikritrinden auch bei starker Vergrößerung keinerlei regelmäßige oder segmentierte Strukturen aufweisen, kann deren Bildung auf die Tätigkeit von bohrenden Organismen (z.B. Cyanobakterien, Pilze, usw.) zurückgeführt werden. Rezent sind Rindenkörner nur in warmen Flachmeeren normaler Salinität zu beobachten (vgl. GUNATILAKA 1976). Viel seltener finden sich „superficial-ooids" (Kerne mit nur einer einzigen Schale umkrustet). Für die Bahamitpeloide gibt FLUGEL eine Bildung im geschützten, niederenergetischen Bereich an. Auch für die „superficial-ooids" wird eine geringe bis fehlende Wasserturbulenz angegeben (FABRICIUS 1977: 46-49). Darüber hinaus sprechen sie für einem Bildungsbereich von <20 m Wassertiefe sowie Karbonatübersättigung bei normaler Salinität und Temperatur des Wassers im kältesten Monat von mindestens 20° C (FABRICIUS 1977).

Die Sortierung der Partikel ist moderat bis gut. Sie sind vorwiegend subangular bis mäßig gerundet und besitzen Korngrößen im meist mittlerem bis sehr großem Sandbereich (0,5 bis 2 mm). Als Nebengemengteile finden sich feinstverteilter Pyrit und Ton, wobei der Tonanteil erheblich variieren kann. Ferner geben sich Lithoklasten zu erkennen, welche sowohl subangular (Quarz- und Karbonatkörner), als auch mäßig bis sehr gut gerundet sein können (Mudstone-Pebbles). Stellenweise sind diagenetisch bedingte Lösungsvorgänge in Form von Nagelkalken („cone-in-cone"-structures) zu beobachten. Aufgrund ihrer geringen Größe dürften sie das Mikrofaziesbild jedoch nur unwesentlich verändert haben.

Fazit

Die grobkörnigen, mit groben Fragmenten angereicherten Kalke lassen sich gut den Kategorien IV_2 („moderat bewegtes Wasser") bis V_1 („stark bewegtes Wasser") des Energie-Index nach PLUMLEY et al. (1962) zuordnen. Diese sowohl matrix- als auch komponenten- gestützten Faziestypen stellen Aufbereitungen rezifaler Milieus des flachen Subtidals dar, wobei ständige Wechsel zwischen etwas geschützteren Zwischenriffbereichen (Floatstones) und stärker welleninduzierten Bereichen riffnaher Randfazies (Rudstones) zu beobachten sind (Fig. 12 C, D).

2.6 DIE KORALLENFAZIES DES ALLGÄUER SCHRATTENKALKS

2.6.1 Zur Korallenassoziation

Zur Auswertung stehen 117 Exemplare, von denen 104 artlich bestimmt wurden. Insgesamt konnten 30 Arten, welche 27 Gattungen entstammen, festgestellt werden (Tab. 1). Koloniale Formen sind mit 98 % vertreten. Bei den solitären Korallen handelt es sich um 2 Exemplare, welche aufgrund schlechter Erhaltung lediglich auf Familienebene (Montlivaltiidae) zugeordnet werden konnten. Bei den weiteren Betrachtungen spielen sie keine Rolle.

Familie	Spezies	Anzahl	Integration	Wuchsform
Agatheliidae L. & M. BEAUVAIS	*Heliocoenia carpathica* MORYCOWA	5	plocoid	hemisharisch
tylinidae d'ORBIGNY	*Eohydnophora ovalis* MASSE & MORYCOWA	5	mäandro-hydnophoroid	subhemisph. o. multicolumnar
	Felixigyra patruliusi patruliusi MORYCOWA	6	hydnophoro-mäandroid	„
Cyathophoridae VAUGHAN & WELLS	*Cyathophora haysensis* WELLS	1	plocoid	hemisphärisch
	Cyathophora miyakoensis (EGUCHI)	2	plocoid	subhemisph. o. domartig
Cladophylliidae MORY. & RONIEW.	*Cladophyllia* cf. *rollieri* (KOBY)	7	phaceloid	Äste eng-stehend
Heterocoeniidae OPPENHEIM	*Latusastraea provincialis* (d'ORBIGNY)	7	cerioid	subhemisph. o. domartig
	Latusastraea sp. indet.	2	cerioid	„
Faviidae GREGORY	*Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA)	5	mäandroid	subhemisph. o. multicolumnar
	Hydnophora styriaca (MICHELIN)	6	hydnophoroid	subhemisph. o. domartig
	Myriophyllia propria SIKHARULIDZE	5	mäandroid	„
	Pseudomyriophyllia cf. *turnsekae* BARON-SZABO	3	mäandroid	„
Dermosmiliidae KOBY	*Dermosmilia cretacica* TURNŠEK	4	dendroid	Äste weitständig
	Dermosmilia sp. indet.	2	dendroid	„
Placocoeniidae ALLOITEAU	*Columnocoenia* cf. *ksiazkiewiczi ksiazkiewiczi* MORYCOWA	2	plocoid	hemispharisch
Montlivaltiidae DIETRICH	*Complexastraea* cf. *seriata* TURNŠEK	2	plocoid	„
	Clausastraea plana (FROMENTEL)	4	thamnasterioid	plattig
Isastraeidae ALLOITEAU	*Isastraea neocomiensis* FROMENTEL	6	cerioid	subhemisphärisch
Mitrodendronidae ALLOITEAU	*Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE)	2	cerioid	„
Amphiastraeidae OGILVIE	*Pleurophyllia* sp. 1	4	phaceloid	Äste weitständig
	Pleurophyllia sp. 2	2	phaceloid	„
Acroporidae VERRILL	*Paretallonia bendukidzeae* SIKHARULIDZE	4	cerioid	subhemisph. o. multicolumnar
Pachyphylliidae BEAUVAIS	*Neocoeniopsis corollaris* (REUSS)	1	plocoid	subhemispharisch
Actinacididae VAUGHAN & WELLS	*Actinaraea tenuis* MORYCOWA	4	thamnasterioid	folios
Microsolenidae KOBY	*Microsolena distefanoi* (PREVER)	1	thamnasterioid	knollig
	Microsolena kobyi PREVER	1	thamnasterioid	„
	Microsolena sp. indet.	1	thamnasterioid	„
	Comoseris cf. *minima* BEAUVAIS	6	mäandroid	subhemisph. o. multicolumnar
	Eocomoseris raueni LÖSER	2	thamnasterioid	subhemisph. o. flach
	Hydnophoromeandraraea volzi MORYCOWA	7	hydnophoroid	subhemisph. o. multicolumnar
Latomeandridae ALLOITEAU	*Microphyllia densecostata* SIKHARULIDZE	2	mäandroid	subhemisphärisch
	Latiastraea kaufmanni (KOBY)	3	cerioid	„
	Fungiastraea crespoi (FELIX)	1	thamnasterioid	„

Tab. 1: Die Korallen des Allgäuer Schrattenkalks sowie einige ihrer morphologischen Charakteristika.

Die Tab. 1 verdeutlicht, daß die Korallenfauna des Allgäuer Schrattenkalks durch eine taxonomische Diversität geprägt ist, bei der es offensichtlich keine dominanten Formen gibt: Jede Art ist mit maximal 7 Exemplaren vertreten.

Wuchsformen

Zur Auswertung wurden 117 Exemplare berücksichtigt. Bei den kolonialen Formen sind die massiven Morphotypen mit 79 % vertreten, wobei ihre Diversität auffallend hoch ist. Es finden sich plocoide (11 %), cerioide (21 %), hydnophoroide (16 %), thamnasterioide (9 %) und mäandroide (22 %) Wuchsformen. Daneben sind ästige (16 %) und folios-inkrustierende (3 %) Formen zu beobachten (Fig. 6). Unter den massiven Vertretern gibt es sowohl klein- (bis ca. 10 cm) als auch großwüchsige (bis ca. 1 m) Formen. Viele von ihnen zeigen hemisphärische Ausbildungen. Besonders das Auftreten der Korallenkolonien mit „hochintegrierten Polypen" (dazu zählen hydnophoroide und mäandroide Formen) unterstreichen den hermatypen Charakter dieser Vergesellschaftung (COATES & OLIVER 1973).

Kleine plocoide und cerioide Kolonien (z.B. einige Stücke von *Heliocoenia carpathica* MORYCOWA, *Latusastraea provincialis* (MICHELIN), *Cyathophora miyakoensis* (EGUCHI), *Latiastraea kaufmanni* (KOBY) und *Paretallonia bendukidzeae* SIKHARULIDZE) mit hemisphärischen oder sphärischen Formen stellen typische Bewohner von Flachmeerbereichen (BARNES 1973) mit idealen Licht- und Nährstoffbedingungen dar (HUBBARD 1974). Massive Korallen, welche sich durch einen großen Wuchs auszeichnen, sind häufig zu beobachten. Dazu zählen Exemplare von *Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA), *Felixigyra patruliusi patruliusi* MORYCOWA, *Paretallonia bendukidzeae* SIKHARULIDZE, *Cyathophora miyakoensis* (EGUCHI), *Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE), *Isastraea neocomiensis* FROMENTEL, *Hydnophora styriaca* (MICHELIN), *Latusastraea provincialis* (D'ORBIGNY) und *Hydnophoromeandraraea volzi* MORYCOWA. Ein Großteil von ihnen zeigt zudem

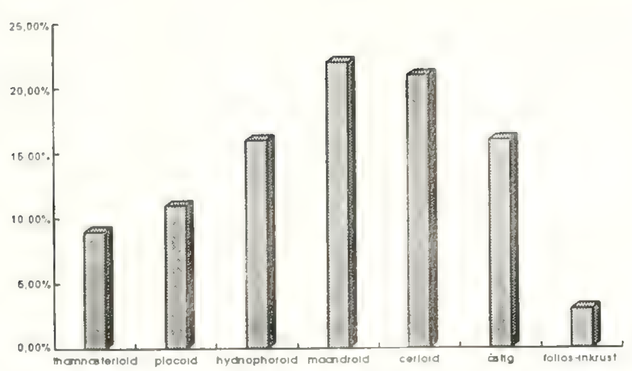


Fig. 6: Morphologische Diversitat der kolonialen Korallen des Allgäuer Schrattenkalks. Es treten Formen sämtlicher Integrationen auf.

domartig-multicolumnare Erscheinungsformen. Solche Morphotypen sind nach HUBBARD (1974) typisch für Bereiche unterhalb der Wellenbasis (vgl. auch CHAPPELL 1980). Daneben spricht die Individuengröße für eine entsprechend lange Lebensdauer. Zu den ästig wachsenden Korallen zählen die Formen *Cladophyllia* cf. *rollieri* (KOBY), *Dermosmilia cretacica* TURNŠEK und *Pleurocora* cf. *alternans* MILNE-EDWARDS & HAIME. Charakteristisch für diese Exemplare ist die Ausbildung von sehr rundlichen Koralliten. Eine derartige Korallitform entsteht durch vollständige Teilung der Kelche (im Gegensatz zu phaceloiden Kolonien, deren Polypen eher ausgelängt-mäandroide Querschnitte aufweisen) und erfordert deshalb einen größeren Aufwand bezüglich des Skelettwachstums.

Porosität des Skeletts

Auffallend ist ein hoher Anteil von Korallen (76 %), welche sich durch kompakte, kräftige Skelette auszeichnen (z.B. sämtliche Vertreter der Familien Stylinidae, Cyathophoridae, Heterocoeniidae, Faviidae, Montlivaltiidae, Amphiastraeidae). Darüber hinaus zeichnen sich viele Individuen aus diesen Gruppen durch einen großen Wuchs aus (siehe Kap. „Wuchsformen"). Da der Bau solcher Formen eine sehr gute Versorgungslage voraussetzt (BARNES 1973; FRICKE & SCHUHMACHER 1983), können gute Licht- und Nährstoffverhältnisse angenommen werden, welche über längere Zeiträume stabil waren.

Ergebnis

Die Korallen des Allgäuer Schrattenkalks siedelten in Flachmeerbereichen mit sehr guten Licht- und Nährstoffverhältnissen. Unter diesen über längere Zeiträume stabilen Bedingungen konnten sich langlebige, vielseitige Gemeinschaften etablieren, welche oft Pinnacles und Saumriffe bildeten.

2.6.2 Zur Korallen-Rudisten-Assoziation

Obwohl innerhalb des Schrattenkalks häufig Rudisten-dominierte Vergesellschaftungen zu finden sind (SCHOLZ 1979, 1984), haben Rudisten (Requienien, selten Agreopleuren) in den Korallenhorizonten einen sehr geringen Anteil am faunistischen Inventar. Vereinzelt wurden isolierte, bis ca. 10 cm lange Formen der Radiolitiidae gefunden, welche große Ähnlichkeit mit Vertretern des Clinger-Morphotyp *sensu* SKELTON & GILI (1991) zeigen.

Fazit

Aufgrund des sehr untergeordneten Auftretens von Rudisten kann hier nur sehr eingeschränkt von einer Korallen-Rudisten-Assoziation gesprochen werden; besonders auch im Hinblick darauf, daß andere Faunenelemente (z.B. Spongien, Spongiomorphe, vgl. Kap. 2.5.2) in deutlich größerer Anzahl auftreten.

Die Korallenhorizonte des Allgäuer Schrattenkalks stellen Korallen-dominierte Vergesellschaftungen dar, welche mit dem allgemeinen Trend übereinstimmen, daß Korallen und Rudisten innerhalb der Urgon-Entwicklung oft deutlich voneinander getrennte biosedimentäre Einheiten bildeten (MASSE & PHILIP 1981; SCOTT 1984b, 1988; SCOTT et al. 1990; ROSS & SKELTON 1993; SKELTON et al. 1995).

2.6.3 Stenökie

Im Folgenden wird eine weitere Charakterisierung der Korallenvorkommen angestrebt, indem der Frage nachgegangen wird, in welchen Faziesbereichen die Formen bereits nachgewiesen wurden. Als Grundlage hierfür dienten die Beschreibungen der Originalliteratur. Die Aufstellung (Tab. 2) verdeutlicht, daß die hier vorgefunden Korallen in 3 Kategorien fallen:

- Formen, welche ausschließlich in riffbildender Fazies auftreten,
- Formen, welche sowohl in riffbildender als auch in kalkiger bis z.T. mergeliger Fazies vorkommen,
- Formen, welche in Bereichen mergeliger bis riffbildender Fazies auftreten (Ubiquisten).

Basierend auf rezenten Beobachtungen (z.B. GEISTER 1983; KUHLMANN 1984; SCHUHMACHER 1988; VERON 1993; SOROKIN 1995, weitere Zitate siehe Kap. „1.6 Zur Korallenökologie") wird bei den folgenden Betrachtungen davon ausgegangen, daß in den tropisch bis subtropischen Flachmeerregionen die riffbildende Fazies den Bereich mit den für die Korallen günstigen Bedingungen darstellt und im Gegensatz dazu die mergelige Fazies den Bereich beschreibt, welcher für die Korallen problematisch ist. Daraus kann gefolgert werden, daß Formen, welche in sämtlichen Faziesbereichen vorkommen, die größte Toleranzfähigkeit besitzen und jene, welche ausschließlich in einem Faziesbereich auftreten, ökologisch stark gebunden, also am wenigsten toleranzfähig sind.

Zur Auswertung stehen 104 Exemplare. Bemerkenswert ist, daß jede Gruppe in fast gleichem Umfang auftritt. Korallen, welche ausschließlich aus riffbildender Fazies bekannt sind, stellen 32 % der Gesamtfauna (Tab. 3).

Korallen, die sowohl in riffbildender als auch in kalkig bis z.T. mergeliger Fazies auftreten, stellen mit 37 % eine leichte Mehrheit dar. Ubiquisten sind mit 31 % vertreten (Tab. 3).

Diskussion und Ergebnis

Die Korallenfazies des Allgäuer Schrattenkalk wird durch Faunenelemente charakterisiert, welche 3 fast gleichgroßen

Faziesbereiche / Korallenarten	mergelig	kalkig, z.T. mergelig	riffbildend			Literaturnachweise
			arenitisch	detritisch u/o bio-klastisch	onkolitisch u/o oolitisch	
Heliocoenia carpathica MORYCOWA				√		MORYCOWA (1964); TURNŠEK & MIHAJLOVIC (1981)
Eohydnophora ovalis MASSE & MORYCOWA				√	√	MASSE & MORYCOWA (1994)
Felixigyra patruliusi patruliusi MORYCOWA		√	√	√	√	MORYCOWA (1971)
Cyathophora haysensis WELLS				√	√	WELLS (1932); MORYCOWA (1964); BARON-SZABO (1993; 1994)
Cyathophora miyakoensis (EGUCHI)				√	√	MORYCOWA (1964); TURNŠEK & BUSER (1976); SCHOLZ (1979)
Cladophyllia cf. *rollieri* (KOBY)			√	√	√	TURNŠEK (1972); RONIEWICZ (1976); ERRENST (1990); PRINZ (1991)
Latusastraea provincialis (d´ORBIGNY)	√	√	√	√	√	FELIX (1891); MORYCOWA (1971); TURNŠEK & BUSER (1974); GEYER & ROSENDAHL (1985); BARON-SZABO (1993; 1994); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Eugyra lanckoronensis (MORYCOWA)		√	√	√	√	MORYCOWA & LEFELD (1966); MORYCOWA (1971); TURNŠEK & BUSER (1976); TURNŠEK & MIHAJLOVIC (1981); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Hydnophora styriaca (MICHELIN)	√	√		√	√	FELIX (1903); WELLS (1932); TURNŠEK & BUSER (1976); SCHOLZ (1979); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Myriophyllia propria SIKHARULIDZE				√	√	SIKHARULIDZE (1979)
Pseudomyriophyllia cf. *turnsekae* BARON-SZABO		√		√	√	BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Dermosmilia cretacica TURNŠEK				√	√	TURNŠEK & BUSER (1974); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Columnocoenia cf. *ksiazkiewiczi ksiazkiewiczi* MORYCOWA		√		√	√	LOSER (1989); BARON-SZABO (1993; 1994); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Complexastraea cf. *seriata* TURNŠEK	√	√		√		TURNŠEK (1972); BARON-SZABO (1993; 1994)
Clausastraea plana (FROMENTEL)				√	√	diese Arbeit
Isastraea neocomiensis FROMENTEL		√		√	√	HACKEMESSER (1936); SCHOLZ (1979)
Amphiaulastraea conferta (OGILVIE)		√	√	√	√	ELIÁŠOVÁ (1975); TURNŠEK & BUSER (1976); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Nefocoenia edelbachensis OPPENHEIM	√	√				OPPENHEIM (1930)
Paretallonia bendukidzeae SIKHARULIDZE				√	√	SIKHARULIDZE (1972; 1985); WILMSEN (1996)
Neocoeniopsis corollaris (REUSS)	√	√	√	√	√	REUSS (1854); FELIX (1903); ANGELIS d´OSSAT (1905a); BATALLER (1937); TURNŠEK (1994)
Actinaraea tenuis MORYCOWA	√	√	√	√	√	MORYCOWA (1971); TURNŠEK & MIHAJLOVIC (1981); SIKHARULIDZE (1985); TURNŠEK et al. (1992)
Microsolena distefanoi (PREVER)	√	√	√	√		PREVER (1909); MORYCOWA (1964); MORYCOWA & LEFELD (1966); TURNŠEK & BUSER (1976); GEYER & ROSENDAHL (1985); TURNŠEK et al. (1992); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Microsolena kobyi PREVER	√	√	√	√		PREVER (1909); MORYCOWA (1964)
Comoseris cf. *minima* BEAUVAIS		√		√	√	TURNŠEK (1972); RONIEWICZ (1976); ERRENST (1991)
Eocomoseris raueni LÖSER	√			√	√	LÖSER (1993)
Hydnophoromeandraraea volzi MORYCOWA	√	√	√	√	√	MORYCOWA (1971); MASSE & MORYCOWA (1994)
Microphyllia densecostata SIKHARULIDZE		√		√	√	SIKHARULIDZE (1979); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Latiastraea kaufmanni (KOBY)		√	√	√	√	TURNŠEK & MIHAJLOVIC (1981); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Fungiastraea exigua (REUSS)	√	√	√			REUSS (1854); FELIX (1903); OPPENHEIM (1930); MORYCOWA (1971); BARON-SZABO (1993; 1994)
Fungiastraea crespoi (FELIX)	√	√		√	√	FELIX (1891); REYEROS (1963); LOSER (1994); BARON-SZABO & STEUBER (1996)

Tab. 2: Faziesbereiche, in denen die Korallenarten des Allgäuer Schrattenkalks nachgewiesen wurden.

Kategorien zugeordnet werden können (von „stark toleranzfähig" bis „sehr eingeschränkt toleranzfähig"). Dadurch wird deutlich, daß in einem für Korallen offensichtlich günstigen Milieu die toleranzfähigsten Formen keinen Vorteil besitzen. Als Folge langanhaltender, optimaler Bedingungen kann die Entstehung von Nischen angenommen werden (z.B. KUHLMANN 1984, SCHUHMACHER 1988, VERON 1993, SOROKIN 1995), in denen sich schließlich spezialisierte Formen besser etablieren können. Insgesamt spricht die gleichmäßige Verteilung von Korallen verschiedenster Ansprüche und Toleranzfähigkeiten für einen vielseitigen Lebensraum, welcher stark von der Korallenvergesellschaftung selbst beeinflußt und geprägt wurde.

2.7 PALÄOBIOGEOGRAPHIE

Über die geographischen und stratigraphischen Verteilungsmuster geben die Tabellen 8, 9, 10 und 11 eine Übersicht. Es zeigt sich, daß 77 % der Korallen des Allgäuer Schrattenkalks einerseits engste Beziehungen zu süd- und osteuropäischen Unterkreidevorkommen (besonders Polen, Griechenland, Rumänien und Slowenien) aufweisen

Formen stark eingeschränkter Toleranzfähigkeit (riffbildende Fazies)		Formen „mittlerer" Toleranzfähigkeit (riffbildende und kalkige, z.T. kalkig-mergelige Fazies)		Ubiquisten (riffbildende bis mergelige Fazies)	
Heliocoenia carpathica MORYCOWA	5 %	*Felixigyra patruliusi patruliusi* MORYCOWA	5 %	*Latusastraea provincialis* (d'ORBIGNY)	6 %
Eohydnophora ovalis MASSE & MORYCOWA	5 %	*Eugyra lanckoronensis* MORYCOWA	5 %	*Hydnophora styriaca* (MICHELIN)	6 %
Cyathophora haysensis WELLS	1 %	*Pseudomyriophyllia* cf. *turnsekae* BARON-SZABO	3 %	*Complexastraea* cf *seriata* TURNŠEK	2 %
C. miyakoensis (EGUCHI)	2 %	*Columnocoenia* cf. *ksiaz. ksiazkiewiczi* MORYCOWA	2 %	*Neocoeniopsis corollaris* (REUSS)	1 %
Myriophyllia propria SIKHARULIDZE	4 %	*Dermosmilia cretacica* TURNŠEK	4 %	*Eocomoseris raueni* LÖSER	2 %
Clausastraea plana (FROMENTEL)	4 %	*Isastraea neocmiensis* FROMENTEL	5 %	*Actinarea tenuis* MORYCOWA	4 %
Cladophyllia cf. *rollieri* (KOBY)	6 %	*Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE),	2 %	*Fungiastraea crespoi* (FELIX)	1 %
Paretallonia bendukidzeae SIKHARULIDZE	4 %	*Comoseris* cf. *minima* BEAUVAIS	6 %	*Microsolena distefanoi* (PREVER)	1 %
		Microphyllia densecostata SIKHARULIDZE	2 %	*M. kobyi* PREVER	1 %
		Latiastraea kaufmanni (KOBY)	3 %	*Hydnophoromeandraraea volzi* MORYCOWA	7 %
gesamt	32 %	gesamt	37 %	gesamt	31 %

Tab. 3: Stenökie der Korallenarten des Allgäuer Schrattenkalks. Charakteristisch ist der ungefähr gleichgroße Umfang der Gruppen verschiedenster Toleranzfähigkeiten.

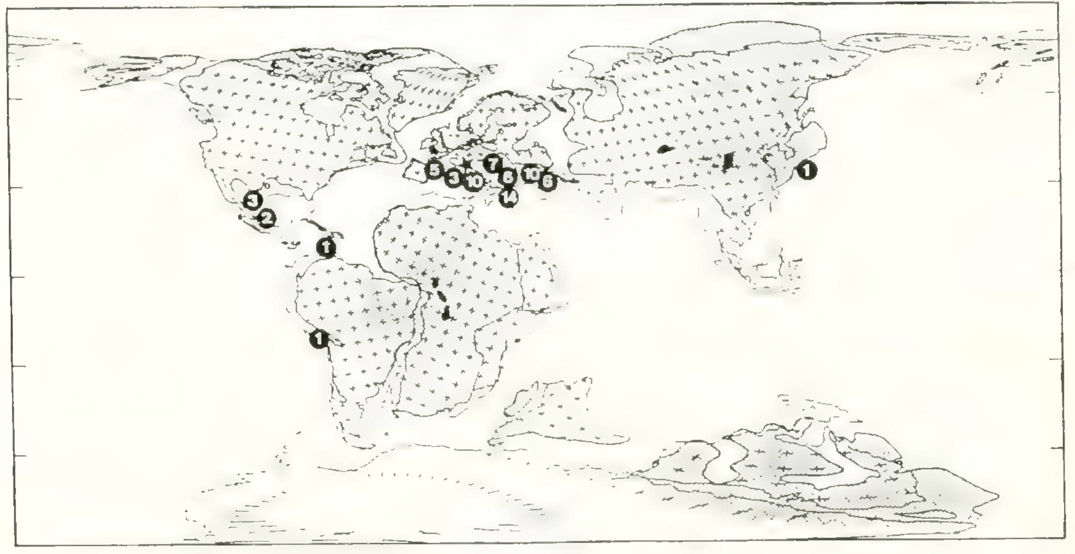


Fig. 7: Beziehungen der Korallen des Allgäuer Schrattenkalks zu zeitgleich (Unter-Apt) auftretenden Korallenfaunen (Autoren siehe Text). Die Nummern geben die Anzahl der taxonomischen Übereinstimmungen (Arten) an. Eine Verwandtschaft besteht fast ausschließlich zu Vergesellschaftungen der Nordtethys. Die Korallen des Allgäuer Schrattenkalks gehören zum westlichen Teil einer Faunenprovinz, welche sich über Südost- bis nach Osteuropa erstreckt (Karte verändert nach BARRON 1987 und SCOTESE et al. 1988; gerasterte Flächen: Festland; + : Positionen heutiger Breiten-/Längengrade in 5° Abständen).

(MORYCOWA 1964, 1971; TURNŠEK & BUSER 1974, 1976; TURNŠEK & MIHAJLOVIC 1981; LOSER 1995; BARON-SZABO & STEUBER 1996, u.a.), aber auch große Übereinstimmungen mit Faunen der Schwarzmeerregionen (besonders Krim, Georgien, Kaukasus und der Ukraine) zeigen (KUZMICHEVA 1966, 1980, 1988; SIKHARULIDZE 1979, 1985; u.a.). Nur wenige Formen (z.B. *Isastraea neocomiensis* FROMENTEL, *Eocomoseris raueni* LOSER, *Paretallonia bendukidzaea* SIKHARULIDZE) sind auch aus Ablagerungen des Cenoman (-Turon) nachgewiesen (z.B. HACKEMESSER 1936; LOSER 1994; WILMSEN 1996).

Auf Beziehungen zu oberjurassischen Korallenvorkommen des gesamten europäischen Raums (durch das Auftreten der Formen *Cladophyllia* cf. *rollieri* (KOBY), *Complexastraea* cf. *seriata* TURNŠEK, *Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE) und *Comoseris* cf. *minima* BEAUVAIS ersichtlich) deuten 16 % der Assoziation (BEAUVAIS 1964; TURNŠEK 1972; RONIEWICZ 1976; ERRENST 1991; PRINZ 1991; u.a.). Die einzigen beiden Formen, welche größte Beziehungen zu Oberkreidefaunen Zentral- bis Südeuropas zeigen, stellen *Hydnophora styriaca* (MICHELIN) und *Neocoeniopsis corollaris* (REUSS) dar (FELIX 1903; OPPENHEIM 1930; BAT-

ALLER 1937; BEAUVAIS 1982; TURNŠEK 1994; u.a.). Diese Ergebnisse stimmen mit den bislang gewonnenen Erkenntnissen überein, wonach die Verbreitung der Korallen der Urgonfazies hauptsächlich auf Vorkommen der Unterkreide beschränkt ist (z.B. MORYCOWA 1964, 1971; SIKHARULIDZE 1979; TURNŠEK & MIHAJLOVIC 1981; BARON-SZABO 1993; LOSER 1995; BARON-SZABO & STEUBER 1996). Darüber hinaus kann auch eine enorme geographische Verbreitung festgestellt werden, welche sich über den gesamten tethyalen Raum erstreckt. Das osteuropäische Gebiet bis zur Schwarzmeerregion stellen hierbei einen Schwerpunkt der Korallenbesiedlung während der Unterkreide (besonders während des Zeitraums Barrême bis Apt) dar. Mit zeitgleichen Korallenvorkommen zeigen die Korallen des Allgäuer Schrattenkalks (Unter-Apt) hauptsächlich mit Vergesellschaftungen der Nordtethys Übereinstimmungen und gehören zum westlichen Teil einer Faunenprovinz, welche sich über Südost- bis nach Osteuropa erstreckt (Fig. 7).

3. DIE BRANDENBERGER GOSAU

3.1. LAGE DES ARBEITSGEBIETES

Das Arbeitsgebiet befindet sich ca. 40 km nordöstlich von Innsbruck, im Raum Brandenberg (Fig. 8). Das Material entstammt einem aus zwei Abfolgen zusammengesetzten Profil (Fig. 9). Der Hauptteil dieser Abfolge ist entlang des Fahrweges 300 m nordöstlich von Haidach aufgeschlossen. Kürzere Sequenzen, welche mit den Ablagerungen der Hauptabfolge korreliert wurden, befinden sich ca. 250 m südlich des Hauptprofils (östliches Bachprofil, ehemalige Atzlsäge).

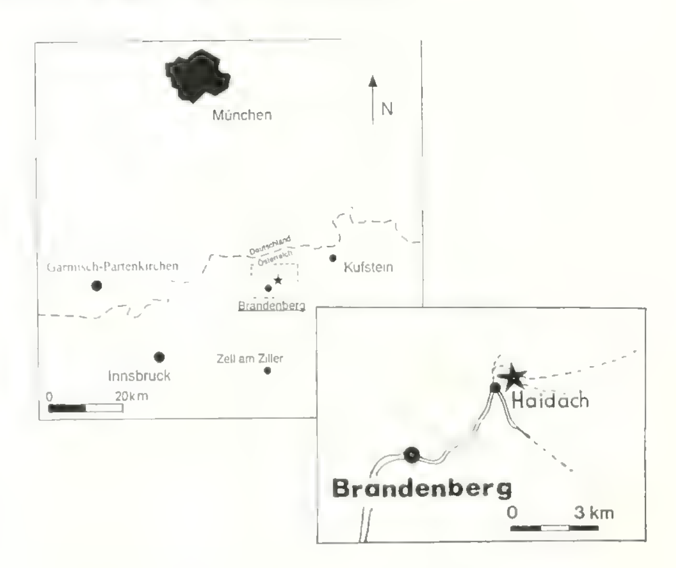


Fig. 8: Lageskizze der Lokalität Brandenberger Gosau.

3.2 KENNTNISSTAND

Während die Geschichte der Korallenerforschung der „Gosau“ -Lokalitäten (z.B. Ronto-, Wegscheid-, Scharer-, Edelbach- und Nefgraben, Russbach, Piesting usw.) insgesamt eine lange Tradition hat (REUSS 1854, FELIX 1903, OPPENHEIM 1930, BEAUVAIS 1982, HÖFLING 1985, u.a.), sind

Fig. 9: A: Lithofazielles Profil der Brandenberger Gosau bei Haidach. B: Mit dem Hauptprofil korrelierte Sequenz der Lokalität „Bachprofil“, bzw. „Atzlsäge“ (verändert nach HERM [1977] und HÖFLING [1992]). Gesamtdarstellung nach SANDERS & BARON-SZABO (1997).

die Korallenvorkommen der Brandenberger Gosau (= Atzlgraben) erst in jüngerer Zeit (HOFLING 1992) beachtet worden. Innerhalb des von HERM (1977) und HERM et al. (1979) aufgenommenen Atzlgraben-Profils wurde auf die Existenz von Korallen aufmerksam gemacht, ohne sie zu benennen. In späteren Untersuchungen dieser Profilabfolge durch HOFLING (1992) und HOFLING & BARON-SZABO (1995) sind erstmals Korallen, teilweise mit Angabe der Art aufgeführt, ohne sie jedoch taxonomisch zu beschreiben. Dabei handelt es sich z.B. um Formen der Gattungen *Agathelia*, *Placocoenia*, *Microsolena* und *Pleurocora*.

3.3 GEOLOGISCHER UND PALÄOGEOGRAPHISCHER RAHMEN

Beginnend im Turon wurden die Sedimente der Gosau-Gruppe diskordant auf die triassisch-jurassischen Gesteine der Austroalpinen Mikroplatte abgelagert (WAGREICH & FAUPL 1994). Während dieser Sedimentationsphase bildeten die Nördlichen Kalkalpen Frontbereiche der Austroalpinen Mikroplatte, welche im Norden und Westen von dem penninisch-ligurischen Ozean begrenzt wurden (ZIEGLER 1988) (Fig. 10). Zahlreiche, sich gegenseitig beeinflussende tektonische Bewegungen (fundamentale, parallel zum Orogen verlaufende Strike-Slip-Bewegungen assoziiert mit einer südostwärtigen Subduktion des penninischen Ozeans)



Fig. 10: Verteilung der Land- und Wassergebiete zur Ablagerungszeit der Brandenberger Gosau mit Ablagerungsgebiet (Unter-Coniac). Karte verändert nach TYSON & FUNNEL (1987).

(CHANNELL et al. 1992; FAUPL & WAGREICH 1992) wirkten sich auf die gesamte sedimentäre und paläogeographische Entwicklung des Beckens der Gosau-Gruppe in den Nördlichen Kalkalpen aus (WAGREICH & FAUPL 1994). Die Sedimentation der Gosau-Gruppe beginnt im Turon. Es entstanden zwei räumlich und zeitlich deutlich getrennte Sedimentationskomplexe. Während des Zeitraums Ober-Turon bis Campan bildeten sich terrestrische bis neritische Ablagerungen; vom Santon bis Eozän wurden marine Tiefseesedimente geformt (WAGREICH & FAUPL 1994).

Starke Subsidenzschübe, welche zu bathyalen und abyssalen Entwicklungen führten, setzten diachron von Nordwesten (Santon) nach Südosten (Maastricht) ein. Diese Tiefwasserverhältnisse können bis ins Tertiär verfolgt werden. Paläomagnetische Messungen sprechen für einen Bildungsbereich der Gosau-Gruppe auf dem 32 N´ Breitengrad (MAURITSCH & BECKE 1987). Danach muß von einem bedeutenden tektonischen Transport ausgegangen werden (WAGREICH & FAUPL 1994).

3.4 STRATIGRAPHIE

Die stratigraphische Einstufung der Gosau (Fig. 11) basiert hauptsächlich auf tethyalen Zonierungen mit Hilfe von planktonischen Foraminiferen (z.B. BUTT 1981) und kalkigem Nannoplankton (z.B. SISSINGH 1977, PERCH-NIELSEN 1985). Zusätzliche Daten anhand von Ammoniten stützen die Zonierung innerhalb der Flachwassersedimente der „Unteren Gosau-Subgruppe" (z.B. SUMMESBERGER 1985, IMMEL 1987). Genauere Daten zur stratigraphischen Einstufung der Gosau-Abfolge mit Hilfe planktonischer Foraminiferen und Nannofossilien finden sich in Arbeiten von HERM (1962), KOLLMANN (1964), WILLE-JANOSCHEK (1966), BUTT (1981), WAGREICH (1988, 1992), WAGREICH & KRENMAYR (1993) u.a.

Die Profilabfolge der Brandenberger Gosau kann anhand von Bivalven-Vergesellschaftungen (HERM et al. 1979) in das untere Unter-Coniac gestuft werden (SUMMESBERGER & KENNEDY 1996). Darüber hinaus deuten Funde von *Bipodorhabdus brooksi*, *Calculites ovalis*, *Eiffellithus eximius*, *Lithastrinus septenarius*, *Marthasterites furcatus*, u.a. auf den Zeitraum spätes Turon bis frühes Coniac (SANDERS & BARON-SZABO 1997).

3.5 LITHOFAZIES

3.5.1 Allgemeine lithofazielle Entwicklung der „Gosau"

WAGREICH & FAUPL (1994) haben die Ablagerungen der Gosau-Gruppe in 2 Subgruppen („Untere" und „Obere Gosau- Subgruppe") mit insgesamt 9 Fazies-Assoziationen geteilt. Die „Untere Gosau-Subgruppe" (Ober-Turon bis Campan) wird durch terrestrische bis flachmarine Faziesbereiche charakterisiert. Es finden sich alluviale Fans und Fan Delta Ablagerungen, flachmarine Sandsteine und sandige Kalksteine sowie sturmbeeinflußte Sedimente des küstennahen Bereiches und des Schelfes. Die „Obere Gosau-Subgruppe" (Ober-Santon bis Eozän) besteht aus hemipelagischen und turbiditischen Tiefwasserablagerungen mit bathyalen Mergeln, mergeligen Kalksteinen, turbiditischen, sandsteinreichen Intervallen und karbonatischen Tiefwasserbrekzien.

An verschiedenen Lokalitäten (z.B. der Typlokalität der Gosau) erreicht die Gosau-Gruppe Mächtigkeiten bis zu 2500 m (WAGREICH & FAUPL 1994). Im Gebiet der Brandenberger Gosau ist die Abfolge der Gosauschichten auf ca. 250 m aufgeschlossen (SANDERS & BARON-SZABO 1997).

3.5.2 Die Korallenhorizonte der Brandenberger Gosau

Die erschlossenen Sequenzen der Profilabfolge der Brandenberger Gosau (Fig. 9) stellen Ablagerungen der

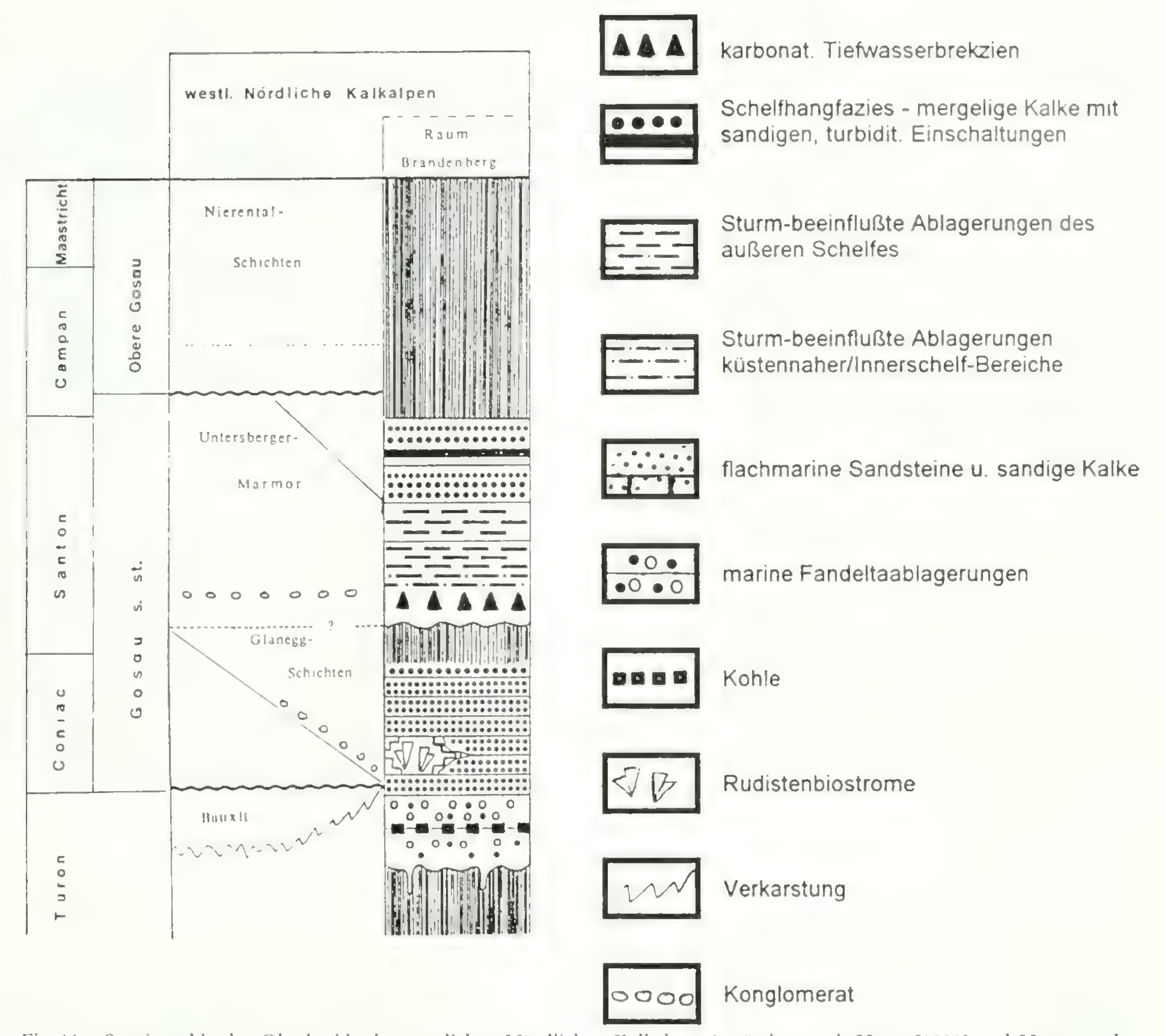


Fig. 11: Stratigraphie der Oberkreide der westlichen Nördlichen Kalkalpen (verändert nach HERM [1981] und HAGN et al. [1982]) mit lithostratigraphischem Idealprofil des Raumes Brandenberg (verändert nach WAGREICH & FAUPL [1994]).

„Unteren Gosau-Subgruppe" dar (*sensu* WAGREICH & FAUPL 1994). Die Korallenkalke sind grau-bräunliche, oft wenig verwitterungsresistente Gesteine. Eine Bankung kann nicht oder nur andeutungsweise beobachtet werden.

Bei den Korallenkalken dominieren matrixreiche Wacke- bis Floatstones; untergeordnet treten Pack- oder Grainstones auf. Selten können Boundstone-Bildungen beobachtet werden (z.B. das „Atzlriff" im oberen Profilabschnitt). Neben den Korallen stellen Rudisten (*Plagioptychus*, besonders *Vaccinites*) sowie wenige coralline Spongien und Nerineen den Bestand an Makrofossilien dar.

Die tonreiche Matrix ist verkieselt und beinhaltet einen wechselnden Anteil an bioklastischem Material. Für die Verkieselungen werden Schwämme als SiO_2-Lieferanten angenommen. Fragmentarisch finden sich kleine Muscheln und Gastropoden sowie Echinodermen. Selten sind kleine Ostrakoden (ca. 200 µm) und Serpeln zu beobachten. Sessile Foraminiferen, cyclostomate Bryozoen („*Berenicea*") und coralline Rotalgen treten teilweise als dicke Umkrustungen von Korallen (und Rudisten) auf. Bioerosion an Korallen und Rudisten ist sehr oft zu beobachten. Besonders zahlreich finden sich Bohrungen von lithophagen Muscheln (*Gastrochaenolites*), Clioniden (*Entobia*, z.B. *Entobia* cf. *laquea*) und Würmern (*Trypanites* und Formen der Gruppe Spionidae, z.B. *Caulostrepsis*) (det. Dr. BERTLING, Münster). Bemerkenswert ist der hohe Anteil von Kalkalgen und Foraminiferen. Die Algen sind besonders häufig durch Rhodophyten (*Solenopora*, *Permocalculus*) und Dasycladaceen (*Clypeina*, *Neomeris*) vertreten. Bei den Foraminiferen können neben nicht näher bestimmbaren planspiral-einkammerigen Formen besonders textulariide (*Haddonia*, *Placopsilina*, *Textularia*) und miliolide (*Quinqueloculina*, Alveolinen), aber auch rotaliide Typen (*Daviesina*, *Nodosaria*) beobachtet werden.

Nach MURRAY (1976) spricht eine Verteilung, bei der textulariide und miliolide Formen vorherrschen, für normal marine bis hypersaline, lagunäre Milieus mit Wassertiefen bis 28 m (max. 50 m) und Temperaturen von 15° bis 30° C.

Als Lithoklasten sind in wechselnder Häufigkeit auftretende, subangulare Karbonatkörner im Silt- bis Feinsandbereich zu erkennen. Feinstverteilt findet sich Pyrit. Selten können ovale Peloide unterschiedlicher Größe (30-300 µm) beobachtet werden, welche als Algen- bzw. aufgearbeitete Schlammpeloide gedeutet werden („mud aggregates" *sensu*

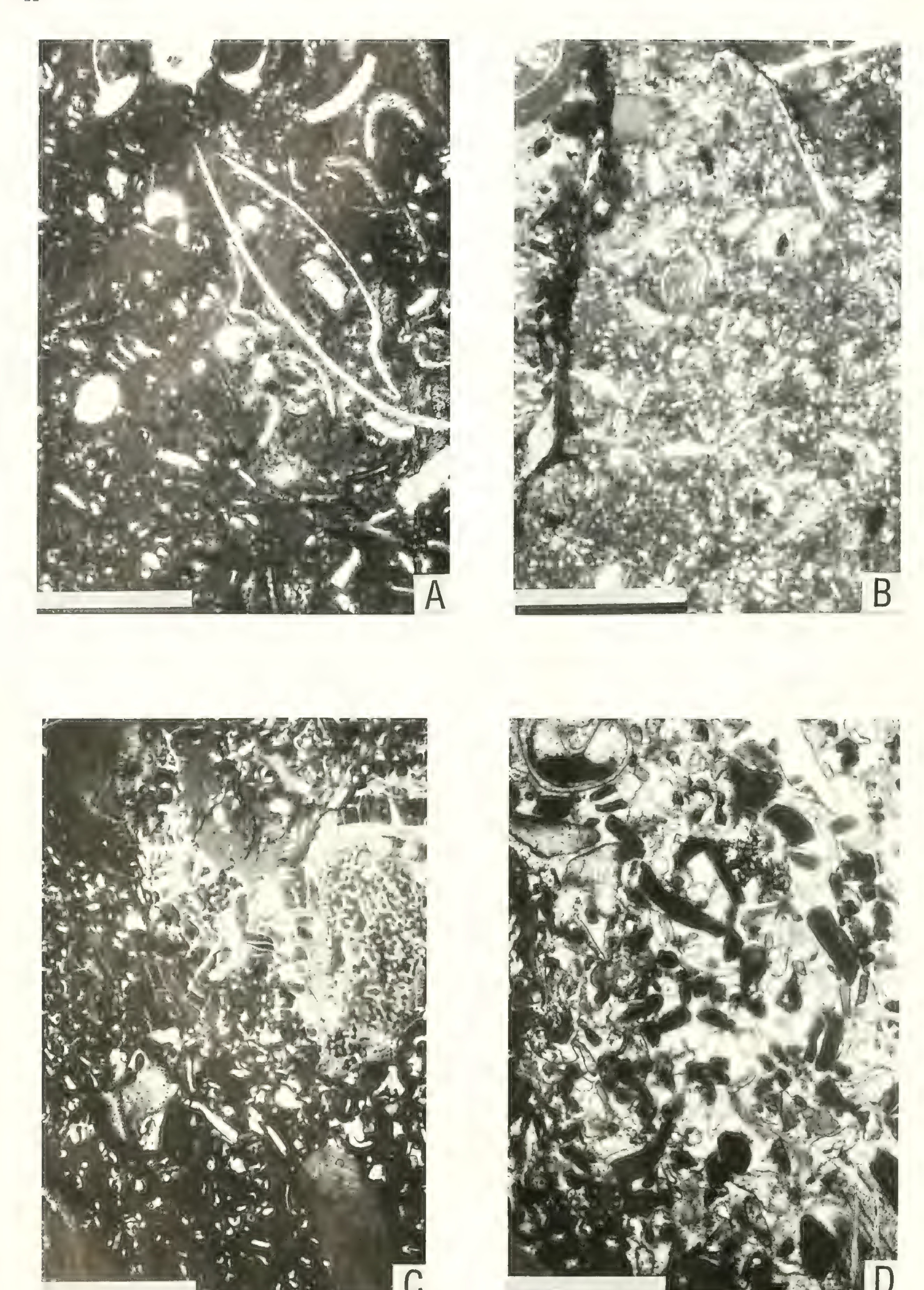


Fig. 12: A: Feindetritus-Wackestone, welcher niederenergetische Bereiche widerspiegelt (Kategorien I, bis II, des Energie-Index nach PLUMLEY et al. 1962); Probe: 48/VII; Herkunft: Brandenberger Gosau; Maßstab: 2,5 cm. B: Mikrolithoklasten-Packstone mit variablen Anteil biogener Komponenten (Kategorien III, bis IV, des Energie-Index); Probe: B1/18; Herkunft: Brandenberger Gosau; Maßstab: 4 mm. C: Korallen/Spongiomorphen-Assoziation in Floatstone (Kategorie V, des Energie-Index); Probe: BA-7a; Herkunft: Allgäuer Schrattenkalk; Maßstab: 5 mm. D: Biogene Schuttsedimente riffnaher Bereiche in (Grain-) Rudstone (Kategorie [IV, -] IV, des Energie [illegible]; Probe: BA-5a; Herkunft: Allgäuer Schrattenkalk; Maßstab: 2,5 cm

PURDY 1963). Nach FLUGEL (1978: 107) gehören solche Peloide eindeutig dem lagunären Environment an.

Fazit

Die matrixreichen Wacke- bis Floatstones, welche in die Kategorien I_2 („Stillwasser“) bis II_2 („zeitweise bewegt“) des

Familie	Spezies	Anzahl	Integration	Wuchsform
Agatheliidae L. & M. BEAUVAIS	*Agathelia asperella* REUSS	24	plocoid	hemisphärisch
	Agathelia sp. indet	4	plocoid	,,
Heterocoeniidae OPPENHEIM	*Heterocoenia provincialis* (MICHELIN)	7	plocoid	subhemisph. o. domartig
	Heterocoenia sp. indet.	5	plocoid	,,
	Placocoenia major FELIX	4	plocoid	hemisphärisch
	Placocoenia ndalakashensis DIETRICH	2	plocoid	,,
	(?) *Placocoenia turonensis* (FROMENTEL)	2	plocoid	,,
Heliastraeidae ALLOITEAU	*Neocoenia lepida* (REUSS)	5	plocoid	,,
	Neocoenia subpolygonalis HACKEMESSER	2	plocoid	,,
Montlivaltiidae DIETRICH	*Complexastraea* cf. *seriata* TURNŠEK	2	plocoid	,,
Placosmiliidae ALLOITEAU	*Placophyllia* cf. *curvata* TURNŠEK	4	phaceloid	Äste weitständig
	Peplosmilia fromenteli ANGELIS d'OSSAT	1	-	trochoid
	Peplosmilia depressa FROMENTEL	1	-	trochoid
	Placosmilia fenestrata (FELIX)	1	-	flabello-mäandroid
Amphiastraeidae OGILVIE	*Pleurophyllia* sp. 1	1	phaceloid	Äste weitständig
Meandriidae ALLOITEAU	*Aulosmilia cuneiformis* (MILNE-EDWARDS & HAIME)	2	-	trochoid
Hemiporitidae ALLOITEAU	*Nefocoenia edelbachensis* OPPENHEIM	2	plocoid	„plate-like a type“
Agathiphylliidae VAUGHAN & WELLS	*Diploastraea harrisi* WELLS	1	plocoid	hemisphärisch
Haplaraeidae VAUGHAN & WELLS	*Pleurocora* cf. *alternans* MILNE-EDWARDS & HAIME	9	dendroid	Äste weitständig
	Pleurocora sp. indet.	11	dendroid	,,
Actinacididae VAUGHAN & WELLS	*Actinacis martiniana* d'ORBIGNY	16	plocoid	lamellar
	Actinacis sp. indet.	2	plocoid	,,
	Actinaraea tenuis MORYCOWA	4	thamnasterioid	folios
	Actinaraea sp. indet.	1	,,	,,
	Thamnaraea cladophora FELIX	3	thamnasterioid	„rolling stone type“
Kobyastraeidae RONIEWICZ	*Kobyastraea lithodes* (OPPENHEIM)	2	thamnasterioid (-subcerioid)	subhemis-phärisch
Thamnasteriidae VAUGHAN & WELLS	*Thamnasteria favrei* KOBY	3	thamnasterioid	pilzförmig
Microsolenidae KOBY	*Microsolena distefanoi* (PREVER)	7	thamnasterioid	,,
	Microsolena kobyi PREVER	9	thamnasterioid	,,
	Microsolena sp. indet.	9	thamnasterioid	,,
Latomeandridae ALLOITEAU	*Dimorphastraea glomerata* REUSS	2	thamnasterioid	hemi-sphärisch
	Fungiastraea exigua (REUSS)	4	thamnasterioid	pilzförmig
	Fungiastraea crespoi (FELIX)	3	thamnasterioid	,,
	Fungiastraea sp. indet.	3	thamnasterioid	,,
	Thamnoseris arborescens FELIX	9	thamnasterioid	,,
	Thamnoseris morchella (REUSS)	3	thamnasterioid	,,
	Thamnoseris sp. indet.	3	thamnasterioid	,,
Helioporidae MOSELEY	*Pseudopolytremacis* cf. *spinoseptata* MORYCOWA	4		inkrustierend

Tab. 4: Auflistung der Korallen der Brandenberger Gosau sowie einige ihrer morphologischen Charakteristika.

Energie-Index nach PLUMLEY et al. (1962) fallen, entsprechen einem lagunären Milieu mit niederenergetischen Bedingungen. Sporadische Sturmereignisse führten vereinzelt zur Bildung z.T. ausgewaschener, dichtgepackter, tempestit-ähnlicher Pack- oder Grainstones (Fig.12 A, B).

3.6 DIE KORALLENFAZIES DER BRANDENBERGER GOSAU

3.6.1 Zur Korallenassoziation

Berücksichtigt wurden 177 Individuen, von denen 138 Exemplare artlich zugeordnet werden konnten. Es fanden sich 30 Arten aus 23 Gattungen (Tab. 4). Davon sind koloniale Formen mit 98 % vertreten. Bei den 2 % solitären Korallen handelt es sich um insgesamt 4 Exemplare mit den Arten *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT, *P. depressa* (PREVER) und *Aulosmilia cuneiformis* (MILNE-EDWARDS & HAIME).

Jede Art ist mit einem bis 24 Exemplaren vertreten. Die beiden dominierenden Formen sind *Agathelia asperella* REUSS und *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY. Mit 24 (17 %) bzw. 16 (13 %) Stücken bilden sie allein fast ein Drittel der Gesamtfauna. Daneben gibt es eine Gruppe von 6 Arten, welche jeweils mit 7 bis 9 Exemplaren zu beobachten sind. Zusammen stellen sie ebenfalls fast ein Drittel (30 %) der Vergesellschaftung. Die verbleibenen 22 Arten sind jeweils mit maximal 5 Stücken vertreten.

Wuchsformen

Bei den kolonialen Vertretern (es wurden 177 Exemplare berücksichtigt) überwiegen die massiven mit 77 %, wobei ausschließlich plocoide (43 %) und thamnasterioide (34 %) Formen vorliegen. Untergeordnet treten ästige (14 %) und folios-inkrustierende (7 %) Morphotypen auf (Fig. 13, Tab. 7). Bemerkenswert ist das völlige Fehlen von cerioiden, mäandroiden sowie hydnophoroiden Korallen. Eine Ausnahme stellt die flabello-mäandroide *Placosmilia fenestrata* (FELIX) dar, welche mit nur einem Exemplar (0,6 %) vertreten ist und daher eine sehr untergeordnete Rolle spielt. Darüber hinaus zeigen die Korallen der Brandenberger Gosau eine Reihe von speziellen Morphotypen (Tab. 4). Häufig

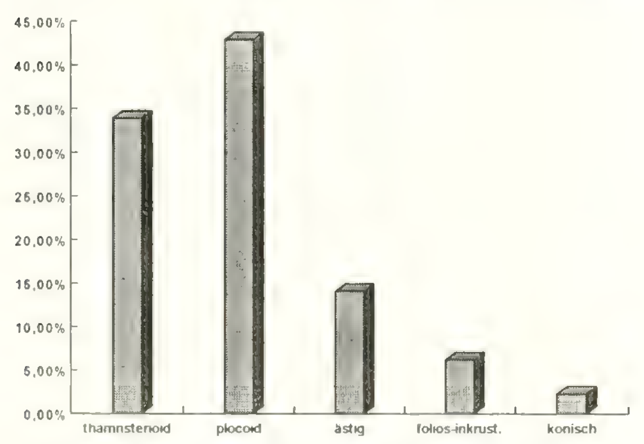


Fig. 13: Morphologisch eingeschränkte Diversität der Korallen der Brandenberger Gosau. Sämtliche Formen mit hochintegrierter Kelchanordnung (z.B. hydnophoroide und mäandroide Morphotypen) fehlen.

sind hemisphärisch bis subhemisphärisch ausgebildete Kolonien zu beobachten. In diese Gruppe fallen die Formen *Agathelia asperella* REUSS, *Placocoenia major* FELIX, *P. ndalakashensis* DIETRICH, (?) *P. turonensis* (FROMENTEL), *Neocoenia lepida* (REUSS), *N. subpolygonalis* HACKEMESSER, *Complexastraea* cf. *seriata* TURNŠEK, *Diploastraea harrisi* WELLS, *Kobyastraea lithodes* (OPPENHEIM) und *Dimorphastraea glomerata* REUSS. Nach HUBBARD (1974), WIJSMAN-BEST (1974) u. a. besitzen hemisphärische Morphotypen den großen Vorteil, die Sedimentation auf dem Lebendgewebe minimieren zu können. Auch Untersuchungen von LASKER (1980) zeigten, daß konvexe Wuchsformen die passive Sedimentbefreiung steigern. Darüber hinaus kann die Entwicklung von langen und großen Polypen (sämtliche hierzu genannten Formen besitzen solche Eigenschaften !) besonders im Weichsubstratmilieu diesen Effekt der passiven Sedimentbefreiung extrem erhöhen. Der entscheidende Vorteil für diese Korallen besteht darin, daß sie viel weniger Energie aufwenden müssen.

In den lagunären Weichbodenmilieus der Discovery Bay, Jamaica, stellten DODGE et al. (1974) anhand massiv wachsender *Montastraea annularis*-Populationen fest, daß durch Resuspension einerseits die Wachstumsrate deutlich herabgesetzt, andererseits die Vielfalt an Wuchsformen extrem eingeschränkt war. Entsprechende Untersuchungen von CORTES & RISK (1985) an Korallenriffen vor Costa Rica führten zu denselben Ergebnissen. Die sehr geringe Diversität an Wuchsformen assoziiert mit dem Mikrofaziesbild (siehe Kap. 4.2.1) und die Tatsache, daß die Individuen der Brandenberger Gosau insgesamt recht kleinwüchsig sind (viele sind maximal bis 10 cm, selten bis 30 cm groß), sprechen dafür, daß auch diese Korallen von entsprechenden Faktoren beeinflußt wurden.

Aber nicht nur hemisphärische oder kugelige Morphotypen sind charakteristisch für die Korallen der Brandenberger Gosau. Auffallend ist das Vorkommen an flachwüchsigen Kolonien, wie z.B. foliose Typen oder thamnasterioide Kolonien, welche auf einem Sockel befindliche flache Oberflächen ausbilden. Es handelt sich dabei um Formen, welche den „plate-like a type" *sensu* JAUBERT (1977: 486, Photo 3), bzw. die „pedestal-producing forms" *sensu* HOFLING (1989) entsprechen. Diese Vertreter werden aus Lagunen mit extrem ungünstigen Lichtverhältnissen beschrieben (JAUBERT 1977). Nach BARNES (1973), DUSTAN (1975, 1979), PORTER (1976), FRICKE & SCHUHMACHER (1983) u.a. sind solche Formen durch die starke Oberflächenvergrößerung gut für die Ausübung photosynthetischer Aktivitäten geeignet. Dieser Morphotyp tritt in der Brandenberger Gosau häufig auf und wird durch die Formen *Nefocoenia edelbachensis* OPPENHEIM, *Thamnasteria favrei* KOBY, *Fungiastraea exigua* (REUSS), *F. crespoi* (FELIX), *Thamnoseris arborescens* FELIX, *Th. morchella* (REUSS), *Thamnoseris* sp., *Microsolena distefanoi* (PREVER), *M. kobyi* PREVER und *Pseudopolytremacis* cf. *spinoseptata* MORYCOWA vertreten.

Zu den ästig wachsenden Korallen gehören die Arten *Placophyllia* cf. *curvata* TURNŠEK, *Pleurophyllia* sp. 1 und *Pleurocora* cf. *alternans* MILNE-EDWARDS & HAIME. Diese Formen weisen bezüglich der Korallitform (auffallend rund)

und der locker-phaceloiden Kolonieentwicklung sowie der kleinen Koloniegröße Übereinstimmungen auf. Nach BARNES (1973) und CHAMBERLAIN & GRAUS (1975) entwickeln sich solche Morphotypen besonders in Bereichen mit niederenergetischen, gut durchlichteten Verhältnissen und einem reichlichen Nahrungsangebot. Diese Korallen finden sich besonders in den oberen Bereichen des Profils, wo sie mit Rudisten assoziiert sind (siehe Kap. 3.6.2 Korallen-Rudisten-Assoziation).

Ein weiterer Morphotyp stellen Korallen dar, welche mit dem Rollkorallentyp (sensu SCHUHMACHER 1988) verglichen werden können. Charakteristisch für diese Formen sind der allseitige Besatz mit Polypen, Kolonien, deren Größe im cm-Bereich liegt und eine mehr oder weniger kugelige Form. Korallen mit dieser Ausbildung sind *Thamnaraea cladophora* FELIX, *Thamnoseris arborescens* FELIX und *Th. morchella* (REUSS). Solche Formen sind bislang von verschiedenen rezenten und fossilen Fundorten beschrieben, wobei es sich immer um lagunäre Weichsubstratmilieus mit regelmäßiger, nicht zu starker Wellenenergie handelt (GEISTER 1980; HOFLING 1985, 1989; SCHUHMACHER 1988; BARON-SZABO 1994; BARON-SZABO & FERNANDEZ-MENDIOLA 1997).

Die Vertreter des lamellaren Morphotyps sind die plocoiden Kolonien der *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY. In den oligozänen Abfolgen Norditaliens finden sich Arten der *Actinacis* als typische Initialformen in Pioniervergesellschaftungen, welche sich auf instabilem Substrat ansiedelten (FROST 1981; BOSELLINI & RUSSO 1988).

Subhemisphärisch bis domartig ausgebildete Formen werden durch die Arten *Heterocoenia provincialis* (MICHELIN) und *Heterocoenia* sp. vertreten. Solche plocoid-subfasciculat wachsenden Korallen sind nach HUBBARD (1974) charakteristisch für instabiles Substrat, hohe Sedimentationsraten und reduzierte Lichtverhältnisse.

Porosität des Skeletts

Sämtliche massive Korallen der Brandenberger Gosau zeigen die Ausbildung von porösen Skeletten. Darunter zählen sowohl die Formen, welche poröse Skelettelemente (z.B. poröse Septen, poröse Wände, usw.) entwickeln, als auch die Exemplare, welche zwar massive Skelettelemente ausbilden (z.B. kompakte Septen, massive Wandentwicklungen usw.), jedoch durch grobvesikuläres Wachstum eine Skelettporosität erreichen. Besonders deutlich kann dies bei Formen wie *Agathelia asperella* REUSS, *Heterocoenia provincialis* (MICHELIN), allen *Placocoenia*-Arten u.a. beobachtet werden. An Steinkorallen des Roten Meeres stellten FRICKE & SCHUHMACHER (1983) eine Zunahme der Skelettporosität in direkter Abhängigkeit zur steigenden Wassertiefe fest. Derartige tiefenabhängige Isolierung der Korallite durch Zuwachs von Coenenchym ist auch von WIJSMAN-BEST (1972) und FOSTER (1979) berichtet worden. Den Vorteil, welchen FRICKE & SCHUHMACHER (1983) sehen, besteht in der Verminderung des Skelettgewichts, ohne jedoch die Oberflächenverhältnisse zu verändern.

Ergebnis

Die Korallen der Brandenberger Gosau siedelten in lagunären Bereichen des tieferen Subtidals, wobei sie am stärksten durch das instabile Weichsubstrat, die reduzierten Lichtverhältnisse und einen hohen Nährstoffeintrag beeinflußt wurden. Unter diesen für die Korallen offensichtlich schwierigen Bedingungen entwickelten sich kurzlebige Vergesellschaftungen, welche sich oft als lockere Ansammlungen einzelner Individuen darstellen. Nur vereinzelt kam es zur Entwicklung kleindimensionierter Korallen-buildups oder Korallenrasen.

3.6.2 Zu den Korallen-Rudisten-Assoziationen

Innerhalb des Profils der Brandenberger Gosau finden sich neben rein Korallen- sowie Rudisten-dominierten Vorkommen mehrere Horizonte mit Vergesellschaftungen beider Gruppen. Bei den Korallen-Rudisten-Assoziationen können zwei verschiedene Typen unterschieden werden (Fig. 14):

Typ I Vergesellschaftung mit isoliert vorkommenden Korallen und Rudisten, wobei die Korallen ausschließlich mit massiven, wenigen cm großen, thamnasterioiden und plocoiden Formen vertreten sind und die Rudisten (Größe: vorwiegend cm Bereich, hauptsächlich *Vaccinites*) Elevator- (selten Recumbent) Morphotypen entwickelten.

Typ II Vergesellschaftungen mit sich z.T. berührenden, eng aneinanderwachsenden Korallen und Rudisten, wobei fast ausschließlich ästige Korallen vorliegen. Selten finden sich isoliert auftretende, wenige cm große, massive (thamnasterioide und plocoide) Formen. Die Rudisten (meist *Vaccinites* und *Hippurites*) gehören auch hier in die Gruppe der Elevators. Sie sind zu Clustern zusammengeschlossen; selten treten sie isoliert auf.

Die wichtigsten Unterschiede beider Assoziationen stellen die morphologische Ausbildung der Faunenvertreter dar (Typ I: kleine, massive Korallenkolonien und isolierte Elevators; Typ II: buschartig wachsende, feinästige Korallen und Rudisten-Cluster) sowie die sich daraus ergebende Art der Vergesellschaftung (Typ I: hauptsächlich lockere Ansammlung einzelner, isoliert vorkommender Individuen - meist kein Riffwachstum, selten kommt es zur Entwicklung von kleindimensionierten Korallen-Rudisten-Mounds; Typ II: Korallenrasen mit Rudisten-Cluster-Entwicklung von Buildups mit Bafflestone-Charakter).

Daneben finden sich diverse Übereinstimmungen: Die Individuen besitzen überwiegend geringe Größe (hauptsächlich im cm Bereich), geringe taxonomische Diversität (Korallen mit max. 6 Gattungen pro Vergesellschaftung), geringe morphologische Diversität (nur plocoide und thamnasterioide Formen bei den massiven Korallen, hauptsächlich Elevators, selten Recumbents, bei den Rudisten).

Bei beiden Vergesellschaftungstypen sind bezüglich der Korallen nur koloniale Formen von Bedeutung. Solitärkorallen (es wurden 4 Exemplare in 3 verschiedenen Horizonten nachgewiesen) spielen eine zu vernachlässigende Rolle. Vergesellschaftungen des Typs I treten innerhalb des Profils häufiger auf als die des Typs II. Erst in Horizonten des Profiltops finden sich Vergesellschaftungen des Typs II, welche dann die des Typs I vollständig ablösen.

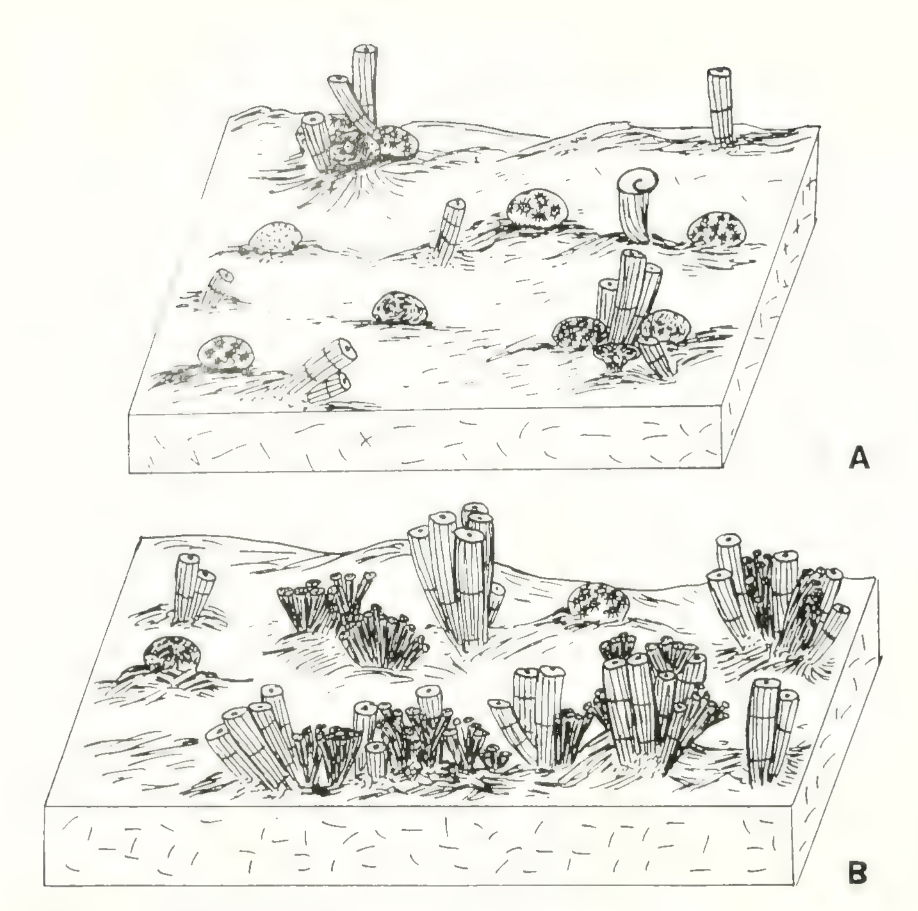


Fig. 14: Korallen-Rudisten-Assoziationen der Brandenberger Gosau. A: Vergesellschaftungstyp I, bestehend aus einer lockeren Ansammlung von massiven Korallen und Elevator-Rudisten. Selten kommt es zur Entwicklung kleindimensionierter Korallen-Rudisten-Mounds. B: Vergesellschaftungstyp II, bestehend aus hauptsächlich ästigen Korallen und Rudisten-Cluster. Boundstone-Bildungen können häufig beobachtet werden.

Diskussion

Typ I: Korallen und Rudisten dieses Assoziationstyps zeigen starke Anpassung an Weichsubstrat (Entwicklung von Elevators sowie „pedestal-producing" und „plate-like a type" Wuchsformen bei Korallen, vgl. auch Kap. 3.6.1 „Zur Korallenassoziation"). Daneben spricht das Vorkommen von isoliert auftretenden Rudisten und die auffallend geringe Größe der Individuen für ausgesprochen kurzlebige Vergesellschaftungen (MASSE & PHILIP 1981). Legt man die von STEUBER (1993) anhand von Isotopenstudien ermittelten Wachstumsgeschwindigkeiten für Rudisten zugrunde, erhält man hier eine geschätze Lebensdauer von durchschnittlich ca. 5 Jahren. Die Korallen zeichnen sich neben ihrem kleinen Wuchs durch ausschließlich thamnasterioide und plocoide Formen aus. Da diese Morphotypen mit großer Wahrscheinlichkeit zooxanthellat waren (z.B. HUBBARD 1974; GEISTER 1984; vgl. auch BARON-SZABO 1994), kann diese Kleinwüchsigkeit als Folge deutlich eingeschränkter Lichtverhältnisse gesehen werden, welche die symbiontische Photosynthese-Aktivität herabsetzte. Für die Reduktion der Wassertransparenz kann einerseits Suspensionstrübe angenommen werden. Andererseits scheint ein hoher Nährstoffeintrag eine wichtige Rolle gespielt zu haben (Charakteristika, welche auf ein solches Milieu schließen lassen siehe Kapitel zur Mikrofazies und Korallenfazies). So kann infolge eines erhöhten Nährstoffangebotes ein deutlich vermehrtes Auftreten an Phyto- bzw. Zooplankton angenommen werden, wodurch die Lichtdurchlässigkeit stark herabgesetzt wurde (HALLOCK & SCHLAGER 1986).

In einigen Horizonten des unteren Profilabschnitts kann die Entwicklung von kleindimensionierten Korallen-Rudisten-Mounds beobachtet werden, welche in jüngerer Zeit von SANDERS (1996) und SANDERS & BARON-SZABO (1997) genauer beschrieben wurden. Danach handelt es sich um Bildungen innerer Schelfbereiche mit geringer Wasserenergie und seltenen Sturmereignissen.

Typ II: Dieser Typ der Korallen-Rudisten-Assoziation der Lokalität Brandenberger Gosau ist in jüngerer Zeit durch HÖFLING (1992) näher charakterisiert worden („Atzlriff"). Innerhalb dieses nur aus Büschen ästiger Korallen und Rudisten-Clustern bestehenden Typs kann ein zyklischer Charakter beobachtet werden: Eine initiale Korallen-dominierte Phase wird von Rudisten-dominierten Gemeinschaften abgelöst.

Die initialen Korallen-Rudisten-Assoziationen stellen nach HÖFLING (1992) und HÖFLING & BARON-SZABO (1995) Lebensgemeinschaften des tieferen Subtidals dar. Auch MASSE & PHILIP (1981), SCOTT et al. (1990), u.a. beobachteten derartige Vergesellschaftungen nur in äußeren Plattformbereichen. Die sich anschließenden Ablagerungen, welche durch eine Rudistenvormacht mit dichtgedrängten Individuen gekennzeichnet werden, assoziiert mit dem Mikrofaziesbild, sprechen für eine zunehmende Verflachung des

Ablagerungsraumes. Solche Abfolgen scheinen kennzeichnend für oberkretazische Korallen-Rudisten-Gemeinschaften des mediterranen Raumes zu sein (z.B. Masse & Philip 1981; Gili et al. 1995).

Ergebnis

Brandenberger Gosau, Typ I: Es handelt sich um kurzlebige Korallen-Rudisten-Assoziationen des küstennahen Flachmeerbereiches, welche besonders durch regionale Einflüsse (z.B. spezielle Art der Suspensionstrübe) geprägt wurden.

Brandenberger Gosau, Typ II: Dieser Typ stellt Korallen-Rudisten- Vergesellschaftungen äußerer (bis innerer) Plattformbereiche dar, welche korrelierbar mit weiteren Gemeinschaften des mediterranen Raumes sind (Pons 1977; Carbone & Sirna 1981; Gili 1984; Camoin et al. 1988; Gili et al. 1995). Die Entwicklung dieser Vergesellschaftungen wurde vor allem durch globale Einflüsse (eustatische Meeresspiegelschwankungen) geprägt.

Faziesbereiche / Korallenarten	mergelig	mergelig, z.T. kalkig	riffbildend: arenitisch	riffbildend: detritisch u/o bio-klastisch	riffbildend: onkolitisch u/o oolitisch	Literaturnachweise
Agathelia asperella REUSS	x	x	x	x		REUSS (1854); FELIX (1903); DIETRICH (1926); KUHN & ANDRUSOV (1930); BENDUKIDZE (1961); HÖFLING (1985); ELIÁŠOVÁ (1992); LIAO & XIA (1994)
Heterocoenia provincialis (MICHELIN)	x	x		x		WELLS (1932); VIDAL (1980); WILMSEN (1996)
Placocoenia major FELIX	x	x		x		FELIX (1903); OPPENHEIM (1930); M. BEAUVAIS (1982); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Placocoenia ndalakashensis DIETRICH	x		x	x		DIETRICH (1926); OPPENHEIM (1930); M. BEAUVAIS (1982)
(?) *Placocoenia turonensis* (FROMENTEL)	x					M. BEAUVAIS (1982)
Neocoenia lepida (REUSS)	x	x		x		REUSS (1854); FELIX (1903; 1913); HACKEMESSER (1936); SURARU (1957); TURNŠEK & POLŠAK (1978)
Neocoenia subpolygonalis HACKEMESSER	x	x		x		HACKEMESSER (1936)
Complexastraea cf. *seriata* TURNŠEK	x	x		x		TURNŠEK (1972); BARON-SZABO (1993; 1994)
Placophyllia cf. *curvata* TURNŠEK	x	x	x	x		TURNŠEK & BUSER (1974; TURNŠEK & MIHAJLOVIC (1981); BARON-SZABO (1993; 1994)
Peplosmilia fromenteli ANGELIS d'OSSAT	x	x	x	x		BATALLER (1937); TURNŠEK & MIHAJLOVIC (1981); TURNŠEK et al. (1992); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Peplosmilia depressa FROMENTEL			x			DUNCAN (1870)
Placosmilia fenestrata (FELIX)	x	x				FELIX (1903); OPPENHEIM (1930); M. BEAUVAIS (1982)
Aulosmilia cuneiformis (MILNE-EDWARDS & HAIME)	x	x		x		DUNCAN (1870); FELIX (1903); TURNŠEK & POLŠAK (1978)
Nefocoenia edelbachensis OPPENHEIM	x	x				OPPENHEIM (1930)
Diploastraea harrisi WELLS	x	x		x		WELLS (1932); VIDAL (1980); BARON-SZABO (1993; 1994); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Pleurocora cf. *alternans* MILNE-EDWARDS & HAIME	x	x	x			KUHN & ANDRUSOV (1930)
Actinacis martiniana d'ORBIGNY	x	x				FELIX (1903);TURNŠEK (1968); TURNŠEK & POLŠAK (1978); TURNŠEK (1994)
Actinaraea tenuis MORYCOWA	x	x	x	x	x	MORYCOWA (1971); TURNŠEK & MIHAJLOVIC (1981); SIKHARULIDZE (1985); TURNŠEK et al. (1992)
Thamnaraea cladophora FELIX	x	x				FELIX (1903); M. BEAUVAIS (1982)
Kobyastraea lithodes (OPPENHEIM)	x	x				OPPENHEIM (1930)
Thamnasteria favrei KOBY	x	x		x		SIKHARULIDZE (1979)
Microsolena distefanoi (PREVER)	x	x	x	x		PREVER (1909); MORYCOWA (1964); MORYCOWA & LEFELD (1966); TURNŠEK & BUSER (1976); GEYER & ROSENDAHL (1985); TURNŠEK et al. (1992); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Microsolena kobyi PREVER	x	x	x	x		PREVER (1909); MORYCOWA (1964)
Dimorphastraea glomerata REUSS	x		x			REUSS (1854); FELIX (1903); OPPENHEIM (1930); BATALLER (1937); M. BEAUVAIS (1982)
Fungiastraea exigua (REUSS)	x	x	x			REUSS (1854); FELIX (1903); OPPENHEIM (1930); MORYCOWA (1971); BARON-SZABO (1993; 1994)
Fungiastraea crespoi (FELIX)	x	x		x	x	FELIX (1891); REYEROS (1963); LÖSER (1994); BARON-SZABO & STEUBER (1996)
Thamnoseris arborescens FELIX	x	x	x			FELIX (1891); KUZMICHEVA (1966); MORYCOWA (1971); TURNŠEK & MIHAJLOVIC (1981)
Thamnoseris morchella (REUSS)	x		x	x		REUSS (1854); FELIX (1903); WELLS (1932); TURNŠEK & BUSER (1976)
Pseudopolytremacis cf. *spinoseptata* MORYCOWA	x	x	x	x		MORYCOWA (1971); TURNŠEK & BUSER (1974); LOSER (1994)

Tab. 5: Faziesbereiche, in denen die Korallenarten der Brandenberger Gosau nachgewiesen wurden.

Formen mit stark eingeschränkter Toleranzfähigkeit (mergelige, selten mergelig-kalkige Fazies)		Ubiquisten (riffbildende bis mergelige Fazies)	
(?) *Placocoenia turonensis* (FROMENTEL)	1 %	*Agathelia asperella* (REUSS)	17 %
Placosmilia fenestrata (FELIX)	1 %	*Heterocoenia provincialis* (MICHELIN)	5 %
Nefocoenia edelbachensis OPPENHEIM	1 %	*Placocoenia major* FELIX	2 %
Actinacis martiniana d'ORBIGNY	13 %	*P. ndalakashensis* DIETRICH	1 %
Thamnaraea cladophora FELIX	2 %	*Neocoenia lepida* (REUSS)	3 %
Kobyastraea lithodes (OPPENHEIM)	2 %	*N. polygonalis* HACKEMESSER	1 %
		Complexastraea cf. *seriata* TURNŠEK	1 %
		Placophyllia cf. *curvata* TURNŠEK	3 %
		Peplosmilia fromenteli ANGELIS d'OSSAT	1 %
		P. depressa FROMENTEL	1 %
		Aulosmilia cuneiformis (MILNE-EDWARDS & HAIME)	1 %
		Diploastraea harrisi WELLS	1 %
		Pleurocora cf. *alternans* MILNE-EDWARDS & HAIME	7 %
		Actinaraea tenuis MORYCOWA	3 %
		Thamnasteria favrei KOBY.	2 %
		Microsolena distefanoi (PREVER)	5 %
		M. kobyi PREVER	7 %
		Dimorphastraea glomerata REUSS	2 %
		Fungiastraea exigua (REUSS)	3 %
		F. crespoi (FELIX)	2 %
		Thamnoseris arborescens FELIX	7 %
		Th. morchella (REUSS)	2 %
		Pseudopolytremacis cf. *spinoseptata* MORYCOWA	3 %
gesamt	**20 %**	**gesamt**	**80 %**

Tab. 6: Stenökie der Korallenarten der Brandenberger Gosau.

3.6.3 Stenökie der Korallen

Zu den Grundlagen der Auswertung dieses Kapitels siehe Kap. 2.6.3. Berücksichtigt wurden 138 artlich bestimmte Formen. Die Korallen der Brandenberger Gosau fallen in 2 Gruppen (Tab. 5, 6):

- Formen, welche in Bereichen mergeliger bis riffbildender Fazies auftreten (Ubiquisten),
- Formen, welche ausschließlich in mergeliger (bis z.T. mergelig-kalkiger) Fazies auftreten.

Mit 80 % prägen die Ubiquisten diese Vergesellschaftung (Tab. 6). Die zweite Gruppe wird mit 20 % von den Formen gebildet, welche ausschließlich in mergeliger (bis z.T. mergelig-kalkiger) Fazies dokumentiert wurden (Tab. 6).

Diskussion und Ergebnis

In der Brandenberger Gosau findet sich eine kleine Gruppe von Exemplaren, welche sich auf die schwierigen, für die Gosau typischen Weichbodenverhältnisse spezialisiert zu haben scheint. Verstärkt wird dieser Eindruck durch die Tatsache, daß einige Formen (*Nefocoenia edelbachensis* und *Kobyastraea lithodes*) bislang nur aus der Gosau bekannt, also höchstwahrscheinlich endemisch sind. Jedoch kommt hier den Ubiquisten eine entscheidende Bedeutung zu. Sie bilden den größten Anteil dieser recht kurzlebigen Assoziationen, bei denen die einzelnen Individuen in meist lockeren Verbänden siedelten. Daraus kann gefolgert werden, daß die Korallenfaunen Pioniervergesellschaftungen darstellen, bei denen hauptsächlich die Formen erfolgreich waren, welche auf rasch wechselnde Umwelteinflüsse am besten reagieren konnten. Dies spricht dafür, daß die Korallen stark von ihrem Lebensraum beeinflußt wurden.

3.7 PALÄOBIOGEOGRAPHIE

Die Korallenassoziation der Brandenberger Gosau besteht zu 32 % aus Formen, welche bislang nur von fast ausschließlich europäischen Lokalitäten der Oberkreide bekannt sind (REUSS 1854; DUNCAN 1870; FROMENTEL 1884; FELIX 1903; OPPENHEIM 1930; TURNŠEK & POLŠAK 1978; BEAUVAIS 1982; u.a.). Die Mehrheit (67 %) der

Wuchsform	Integration	Allgäuer Schrattenkalk	Brandenberger Gosau
massive Formen		79 %	77 %
	plocoid	11 %	43 %
	thamnasterioid	9 %	34 %
	cerioid	21 %	-
	hydnophoroid	16 %	-
	mäandroid	22 %	-
ästige		16 %	14 %
folios-inkrustierend		3 %	7 %
konisch		2 %	2 %

Tab. 7: Gegenüberstellung der Morphotypen beider Korallenvergesellschaftungen. Bemerkenswert ist das in gleichen Relationen auftretende Vorkommen von massiven, ästigen, foliosen und konischen Morphotypen. Die Diversitätsunterschiede werden durch Aufschlüsselung der Integration deutlich.

Korallenarten	England	Frankreich	Spanien	Belgien	Österreich	Deutschland	Ungarn	Tschech. Republik	Slowakei	Slowenien	Serbien	Kroatien	Rumänien	Griechenland	Libanon	Indien	Tibet
Agathelia asperella REUSS			?		X			X	X								X
Heterocoenia provincialis (MICHELIN)		X	X		X												
Latusastraea provincialis (d´ORBIGNY)		X															
Hydnophora styriaca (MICHELIN)					X			X									
Columnocoenia cf. *ksiaz. ksiazkiewiczi* MORY.						X											
Placocoenia major FELIX		X			X												
Placocoenia ndalakashensis DIETRICH		X			X												
(?) *Placocoenia turonensis* FROMENTEL		X			X												
Neocoenia lepida (REUSS)		X			X		X				X		X	X	X		
N. subpolygonalis HACKEMESSER														X			
Clausastraea plana (FROMENTEL)		X															
Isastraea neocomiensis FROMENTEL														X			
Peplosmilia depressa FROMENTEL		X															
Placosmilia fenestrata (FELIX)					X								X				
Aulosmilia cuneiformis (M.-E. & HAIME)	X	X								X							
Nefocoenia edelbachensis OPPENHEIM					X												
Paretallonia bendukidzeae SIKHARUL.			X														
Diploastraea harrisi WELLS			X														
Pleurocora cf. *alternans* M.-E. & HAIME				X	X				X								
Neocoeniopsis corollaris (REUSS)					X	X				X							
Actinacis martiniana d´ORBIGNY		X			X					X	X	X					
Thamnaraea cladophora FELIX					X												
Kobyastraea lithodes (OPPENHEIM)					X												
Microsolena distefanoi (PREVER)														?			
Eocomoseris raueni LÖSER						X											
Dimorphastraea glomerata REUSS			X		X												
Fungiastraea exigua (REUSS)								X									
Fungiastraea crespoi (FELIX)						X											
Thamnoseris morchella (REUSS)																X	
Pseudopolytremacis cf. *spinoseptata* MORY.						X											

Tab. 8: Geographische Verbreitung der Korallenarten des Allgäuer Schrattenkalks und der Brandenberger Gosau in der Oberkreide (nach verschiedenen Autoren, vgl. Zitate der Synonymielisten)

Faunenelemente ist sowohl von europäisch bis mediterranen Fundorten der Unterkreide (Kuzmicheva 1980; Turnšek & Mihajlović 1981; Baron-Szabo 1993; Baron-Szabo & Steuber 1996; u.a.) als auch der (fast ausschließlich) europäischen Oberkreide bekannt (Tab. 8, 9) (Felix 1903; Kuhn & Andrusov 1937; Eliášová 1992 u.a.). Eine Ausnahme stellt die Form *Complexastraea* cf. *seriata* Turnšek dar. An der Fauna ist diese Art mit 1 % beteiligt und würde bei gesicherter artlicher Zuordnung eine sehr untergeordnete Beziehung zum Oberjura anzeigen (Tab. 10) (Turnšek 1972).

Die geographische Verbreitung ist im Vergleich zu den Unterkreidevorkommen sehr eingeschränkt. Die Bereiche der Besiedelung sind stark auf den zentral- bis südeuropäischen Raum begrenzt. Mit zeitgleich (Unter-Coniac) auftretenden Korallenvorkommen bilden die Korallen der Brandenberger Gosau den Zentralbereich einer räumlich sehr begrenzten, spärlich entwickelten zentraleuropäisch-mediterranen Faunenprovinz (Fig. 15).

Korallen-arten	England	Frankreich	Spanien	Italien	Schweiz	Polen	Slowakei	Slowenien	Serbien	Rumänien	Griechenland	Tansania	Georgien	Krim	Turkestan	Aserbeidschan	Kaukasus	Ukraine	Tibet	Japan	Texas	Mexico	Venezuela	Chile
Agathelia asperella REUSS							X					X		X					X					
Heliocoenia carpathica MORYCOWA						X			X									X						
Eohydnophora ovalis MASSE & MORY.		X																						
Felixigyra patruliusi pat MORY.										X														
Cyathophora haysensis WELLS			X			X									X	X	X				X		X	
Cyathophora miyakoensis (EGUCHI)						X		X												X				
Heterocoenia provincialis (MICHELIN)																					X			
Latusastraea provincialis (d'ORBIGNY)			X			X		X		X	X			X			X					X		
Eugyra lanckoronensis (MORYCOWA)			X			X		X	X	X	X				X		X	X						
Hydnophora styriaca (MICHELIN)											X										X			
Myriophyllia propria SIKHARULIDZE													X											
Pseudomyrtophyllia cf. *turnsekae* BARON-SZ.											X													
Dermosmilia cretacica TURNŠEK								X			X					X	X							
Columnocoenia cf. *ksiaz. ksiazkiewiczi* MORY.			X			X					X				X	X	X	X				X		X
Placocoenia major FELIX											X													
Placocoenia ndalakashensis DIETRICH												X												
Complexastraea cf. *seriata* TURN.			X																					
Isastraea neocomiensis FROMENTEL		X			X																			
Placophyllia cf. *curvata* TURNŠEK			X					X	X								X							
Peplosmilia fromenteli d'OSSAT			X					X	X		X							X						
Peplosmilia depressa FROMENTEL	X																							
Amphiaulastraea conferta (OGILVIE)								?			X													
Paretallonia bendukidzeae SIKH.													X											

Tab. 9: (Fortsetzung nächste Seite)

Korallen-arten	England	Frankreich	Spanien	Italien	Schweiz	Polen	Slowakei	Slowenien	Serbien	Rumänien	Griechenland	Tansania	Georgien	Krim	Turkestan	Aserbeidschan	Kaukasus	Ukraine	Tibet	Japan	Texas	Mexico	Venezuela	Chile
Diploastraea harrisi WELLS			x								x										x			
Neocoeniopsis corollaris (REUSS)			x																					
Actinaraea tenuis MORYCOWA								x	x	x			x		x	x	x	x			x			
Thamnasteria favrei KOBY				x	x							x	x											
Microsolena distefanoi (PREVER)			x	x		x		x			x		x		x	x	x	x			x			
Microsolena kobyi PREVER				x		x																		
Hydnophoro-meandraraea volzi MORY.		x								x														
Microphyllia densecostata SIKH.											x		x											
Latiastraea kaufmanni KOBY					x				x	x	x													
Fungiastraea exigua (REUSS)			x							x														
Fungiastraea crespoi (FELIX)											x											x		
Thamnoseris arborescens FELIX									x	x				x								x		
Thamnoseris morchella (REUSS)								x													x			
Pseudopoly-tremacis cf. *spino.* MORY.								x		x														

Tab. 9: Geographische Verbreitung der Korallenarten des Allgäuer Schrattenkalks und der Brandenberger Gosau in der Unterkreide (nach verschiedenen Autoren, vgl. Zitate der Synonymielisten).

Korallen-arten	England	Frankreich	Schweiz	Spanien	Portugal	Deutschland	Tschech. Republik	Polen	Slowenien	Rumänien	Algerien	Chile	Tibet
Cladophyllia cf. *rollieri* (KOBY)			x	x					x	x		x	x
Complexastraea cf. *seriata* TURNŠEK									x				
Amphiaulastraea conferta (OGILVIE)							x						
Comoseris cf. *minima* BEAUVAIS	x	x	x	x	x	x		x	x	x			

Tab. 10: Geographische Verbreitung der Korallenarten des Allgäuer Schrattenkalks und der Brandenberger Gosau im Oberjura (nach verschiedenen Autoren, vgl. Zitate der Synonymielisten)

Stratigraphische Reichweiten / Korallenarten	Mittel-Jura	Oberjura			Unterkreide						Oberkreide					
		Oxford	Kimmeridge	Tithon	Berrias	Valangin	Hauterive	Barrême	Apt	Alb	Cenoman	Turon	Coniac	Santon	Campan	Maastricht
Agathelia asperella REUSS							—	—	—	—	—	—	—	—	—	?
Heliocoenia carpathica MORYCOWA								—	—							
Eohydnophora ovalis MASSE & MORYCOWA									—							
Felixigyra patruliusi patruliusi MORYCOWA									—							
Cyathophora haysensis WELLS							—	—	—	—						
Cyathophora miyakoensis (EGUCHI)								—	—	—						
Cladophyllia cf. *rollieri* (KOBY)	—	—	—						—							
Heterocoenia provincialis (MICHELIN)									—	—	—	—	—	—	—	—
Latusastraea provincialis (d'ORBIGNY)					—	—	—	—	—	—						
Eugyra lanckoronensis (MORYCOWA)					—	—	—	—	—	—						
Hydnophora styriaca (MICHELIN)									—	—			—	—	—	—
Myriophyllia propria SIKHARULIDZE									—	—						
Pseudomyriophyllia cf. *turnsekae* BARON-SZABO									—							
Dermosmilia cretacica TURNŠEK								—	—							
Columnocoenia cf. *ksiazkiewiczi ksiazkiewiczi* MORYCOWA							—	—	—	—	—					
Placocoenia major FELIX									—			—	—	—	—	
Placocoenia ndalakashensis DIETRICH									—			—	—	—	—	
(?) *Placocoenia turonensis* (FROMENTEL)												—	—	—	—	
Neocoenia lepida (REUSS)											—	—	—	—	—	
Neocoenia subpolygonalis HACKEMESSER										—		—	—			
Complexstraea cf. *seriata* TURNŠEK		—	—						—	—						
Clausastraea plana (FROMENTEL)									—			—				
Isastraea neocomiensis FROMENTEL					—	—	—	—	—	—	—					
Placophyllia cf. *curvata* TURNŠEK								—	—	—						
Peplosmilia fromenteli ANGELIS d'OSSAT								—	—	—		—	—			
Peplosmilia depressa FROMENTEL										—	—					
Placosmilia fenestrata (FELIX)												—	—	—	—	—
Amphiaulstraea conferta (OGILVIE)				—				?	—	?						
Aulosmilia cuneiformis (MILNE-EDW. & HAIME)											—	—	—	—	—	

Tab. 11: (Fortsetzung nächste Seite)

Stratigraphische Reichweiten / Korallenarten	Mittel-Jura	Oberjura			Unterkreide						Oberkreide					
		Oxford	Kimmeridge	Tithon	Berrias	Valangin	Hauterive	Barrême	Apt	Alb	Cenoman	Turon	Coniac	Santon	Campan	Maastricht
Nefocoenia edelbachensis OPPENHEIM												—	—	—	—	
Paretallonia bendukidzeae SIKHARULIDZE							—		—		—					
Diploastraea harrisi WELLS									—	—		—	—	—		
Pleurocora cf. *alternans* (MILNE- EDW. & HAIME)												—	—		—	
Neocoeniopsis corollaris (REUSS)									—		—			—	—	—
Actinacis martiniana d´ORBIGNY												—	—	—	—	—
Actinaraea tenuis MORYCOWA					—	—	—	—	—	—	—	—	—			
Thamnaraea cladophora FELIX												—	—	—	—	
Kobyastraea lithodes (OPPENHEIM)												—	—	—	—	
Thamnasteria favrei KOBY								—	—	—						
Microsolena distefanoi (PREVER)					—	—	—	—	—	—	—	—	—			
Microsolena kobyi PREVER								—	—	—		—	—			
Comoseris cf. *minima* BEAUVAIS		—	—	—					—							
Eocomoseris raueni LÖSER									—		—					
Hydnophoromeandraraea volzi MORYCOWA								—	—							
Microphyllia densecostata SIKHARULIDZE									—	—						
Latiastraea kaufmanni (KOBY)								—	—	—	—					
Dimorphastraea glomerata REUSS												—	—	—	—	
Fungiastraea exigua (REUSS)									—	—		—	—	—	—	—
Fungiastraea crespoi (FELIX)					—	—	—	—	—		—	—	—			
Thamnoseris arborescens FELIX					—	—	—	—	—			—	—			
Thamnoseris morchella (REUSS)					—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	
Pseudopolytremacis cf. *spinoseptata* MORYCOWA								—	—		—	—	—			

Tab. 11: Stratigraphische Verbreitung der Korallenarten des Allgäuer Schrattenkalks und der Brandenberger Gosau (nach verschiedenen Autoren, vgl. Zitate der Synonymielisten).

4. ERGEBNISSE DER VERGLEICHENDEN BETRACHTUNG

Hauptgegenstand der vorliegenden Untersuchung ist eine umfassende Aufnahme und taxonomische Bearbeitung der Korallen des Allgäuer Schrattenkalks und der Brandenberger Gosau sowie deren palökologische und paläobiogeographische Interpretation. Es handelt sich dabei um Faunen, welche nur geringe taxonomische Überschneidungen zeigen. Die in beiden Vergesellschaftungen auftretenden Formen sind:

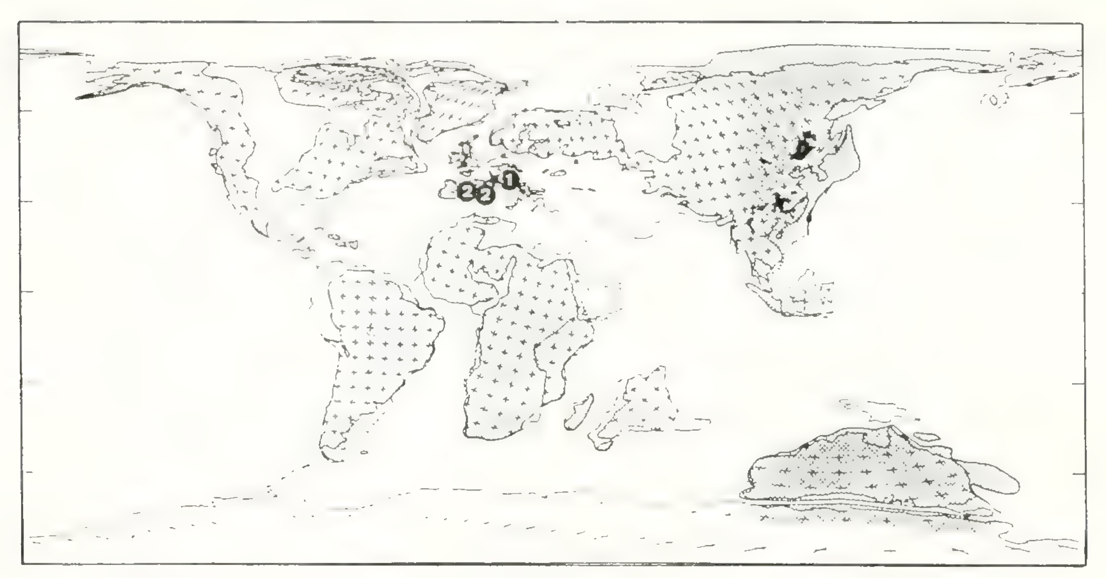


Fig. 15: Beziehung der Korallen der Brandenberger Gosau zu zeitgleich (Unter-Coniac) auftretenden Korallenvorkommen. Karte verändert nach BARRON (1987); Legende siehe Fig. 7.

Microsolena distefanoi (PREVER), *M. kobyi* PREVER, *Complexastraea* cf. *seriata* TURNŠEK, *Pleurophyllia* sp. 1, *Actinaraea tenuis* MORYCOWA, *Fungiastraea exigua* (REUSS) und *F. crespoi* (FELIX).

Allgäuer Schrattenkalk

Insgesamt finden sich taxonomische Beschreibungen zu 30 Arten aus 28 Gattungen. Neben der Diversität an Taxa zeichnet sich diese Assoziation auch durch die Vielseitigkeit der Wuchsformen aus. So sind zahlreiche spezielle Ausbildungen und Morphotypen verschiedenster Integration zu beobachten. Besonders das Auftreten der Korallenkolonien mit „hochintegrierten Polypen" (dazu zählen hydnophoroide und mäandroide Formen) unterstreichen den hermatypen Charakter dieser Vergesellschaftung (Fig. 6, Tab. 7). Bemerkenswert ist die Tatsache, daß jede Art mit ungefähr derselben Anzahl an Exemplaren vertreten ist. Zusammen mit der oft beachtlichen Größe der Individuen wird auf einen für die Korallen günstigen, über längere Zeiträume stabilen, vielgestaltigen Lebensraum geschlossen. Die Einbeziehung der Stenökie der Korallen verdeutlicht den vielseitigen Charakter dieser Vergesellschaftung. So setzt sich die Korallenassoziation zu gleichen Teilen aus Vertretern unterschiedlichster Toleranzfähigkeiten zusammen: Formen, welche bislang nur aus rezifalen Bereichen bekannt sind, treten in derselben Häufigkeit auf wie sowohl Ubiquisten als auch Korallen, welchen eine „mittlere Toleranzfähigkeit" zugesprochen wird (Fig. 16, Tab. 3). Als Folge langanhaltender günstiger Bedingungen kann die Entwicklung von Nischen angenommen werden, in denen sich spezialisierte Formen schließlich besser etablieren können und toleranzfähigste Gruppen keinen Vorteil mehr besitzen. Es entstand eine Korallenvergesellschaftung, welche ihren Lebensraum selbst beeinflusste und prägte.

Brandenberger Gosau

Im Vergleich zu den Korallen des Allgäuer Schrattenkalks besitzt die Fauna der Brandenberger Gosau mit 30 Arten aus 23 Gattungen ungefähr gleiche taxonomische Diversität. Die morphologische Vielseitigkeit ist jedoch stark eingeschränkt. Bei den Wuchsformen fällt die geringe Variationsbreite der Integrationsypen auf. So finden sich bei den massiven Formen, welche 77 % der Fauna ausmachen, ausschließlich plocoide und thamnasterioide Morphotypen (Fig. 13, Tab. 7). Darüber hinaus sprechen die speziellen Ausbildungen (z.B. pilzartig wachsend, Rollkorallentyp, Kleinwüchsigkeit, usw.) assoziiert mit dem Mikrofaziesbild für eine starke Beeinflussung durch instabiles Weichsubstrat und reduzierte Lichtverhältnisse. Unter diesen für die Korallen offensichtlich schwierigen Bedingungen entwickelten sich kurzlebige, meist in lockeren Verbänden auftretende Vergesellschaftungen. Auch die sehr unausgewogene Verteilung im Auftreten der einzelnen Taxa spricht für problematische ökologische Verhältnisse. So wird fast ein Drittel der Fauna (30 %) von nur zwei Formen, den plocoiden Korallen *Agathelia asperella* REUSS und *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY, gebildet. Die Einbeziehung der Stenökie zeigt, daß in der Brandenberger Gosau den Ubiquisten eine entscheidende Bedeutung zukommt. Mit 80 % prägen sie die Korallenassoziation (Fig. 16, Tab. 6), wodurch die Vergesellschaftungen den Charakter von Pioniergemeinschaften erhalten, bei denen hauptsächlich jene Formen erfolgreich waren, welche auf rasch wechselnde Umwelteinflüsse am besten reagieren konnten. Dies spricht dafür, daß die Korallen stark von ihrem Lebensraum beeinflußt wurden.

Paläobiogeographie

Die Korallen des Allgäuer Schrattenkalks weisen enorme paläogeographische Verbreitungen auf und lassen enge Beziehungen zu Korallenvorkommen des gesamten tethyalen (besonders des nordtethyalen) Raumes erkennen, wobei mit Faunen des osteuropäischen Gebietes bis zur Schwarzmeerregion die größten Übereinstimmung bestehen. Beziehungen der Korallenfauna der Brandenberger Gosau zu weiteren Korallenvorkommen betreffen hauptsächlich Vergesellschaftungen des zentral- bis südeuropäischen Raumes.

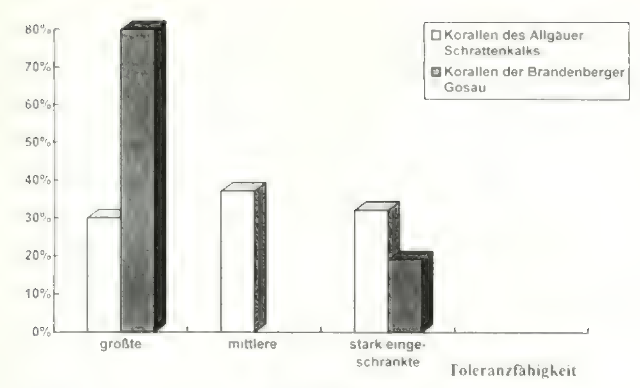


Fig. 16: Auftreten und Häufigkeit unterschiedlicher Toleranzfähigkeiten der Korallen des Allgäuer Schrattenkalks (ausgewogene Verteilung) und der Brandenberger Gosau (Polarisierung).

Korallen-Rudisten-Assoziationen

Bezüglich der Vergesellschaftung der Korallen mit Rudisten wird festgestellt, daß aufgrund des sehr geringen Auftretens von Rudisten in den Korallenkalken des Allgäuer Schrattenkalks eine Korallen-Rudisten-Assoziation nur von untergeordneter Bedeutung ist. Die Korallenhorizonte des Schrattenkalks stellen Korallen-dominierte Vergesellschaftungen dar, welche mit dem allgemeinen Trend übereinstimmen, daß Korallen und Rudisten innerhalb der Urgon-Entwicklung oft deutlich voneinander getrennte biosedimentäre Einheiten bildeten.

In einigen Korallenhorizonten der Brandenberger Gosau können verschiedene Formen von Korallen-Rudisten-Vergesellschaftungen beobachtet werden. Es werden zwei Assoziationstypen unterschieden:

Typ I stellt eine Vergesellschaftung von isoliert vorkommenen, kleinwüchsigen Korallen und Rudisten dar, wobei die Korallen ausschließlich mit thamnasterioiden und plocoiden Formen vertreten sind und die Rudisten (hauptsächlich *Vaccinites*) vorwiegend Elevator-Morphotypen entwickelten. Bei diesem Typ findet sich meist kein Riffwachstum; selten kommt es zur Entwicklung von kleindimensionierten Korallen-Rudisten-Mounds.

Beim Typ II handelt es sich um eng aneinanderwachsende Korallen und Rudisten, wobei fast ausschließlich ästige Korallen vorliegen. Die Rudisten (meist *Vaccinites* und *Hippurites*) gehören auch hier vorwiegend in die Gruppe der Elevators. Oft sind sie zu Clustern zusammengeschlossen.

In den Arbeitsgebieten zeigt sich einerseits, daß Rudisten die Lebensräume, welche für Korallen als optimal gesehen werden können, kaum besiedeln konnten, und andererseits, daß fast ausschließlich die toleranzfähigsten Korallen in Assoziationen mit Rudisten zu finden sind.

5. SYSTEMATISCHER TEIL

Klasse Anthozoa EHRENBERG, 1834
Unterklasse Zoantharia BLAINVILLE, 1830
Ordnung Scleractinia BOURNE, 1900
Unterordnung Stylinina ALLOITEAU, 1952
Familie Agatheliidae L. & M. BEAUVAIS, 1975
Gattung *Agathelia* REUSS, 1854

Typusart: *Agathelia asperella* REUSS, 1854 (Holotyp verschollen)

L. & M. BEAUVAIS (1975) wählten aus der FELIX'schen Kollektion (Gosaubecken, Nefgraben, Obersanton) einen Neotypen.

Originalbeschreibung des Neotyps aus L. & M. BEAUVAIS (1975: 576): „Kolonie plocoid; Vermehrung durch intercalicinale Knospung. Die radiären Elemente stellen Costosepten dar, welche sowohl in 6er Systemen als auch in radiärer sowie bilateraler Symmetrie arrangiert sind; Septen teilweise verkümmert; distaler Rand der Septen ist mit kleinen ... Zähnen besetzt; ihre Seitenflächen besitzen zu dünnen Linien angeordnete, spiniforme Granulae. Diese Linien stehen senkrecht zum distalen Rand; Columella schwach entwickelt, spongiös-parietal; Endothek wenig vorhanden; Wand septothekal ...; sie umringt die Perithekallamellen konzentrisch; Perithek blättrig mit granulierter Oberfläche, bestehend aus eng aneinander gelagerten, aber durch Dissepimente getrennte Septen. Die Perithekallamellen besitzen eine trabekuläre Mikrostruktur, welche mit der der Heterocoeniidae identisch ist."

Die taxonomische Stellung von *Agathelia* sahen die beiden Autoren nicht länger bei den Echinoporiden. Sie begründeten dies mit der besonderen Beschaffenheit der Perithek („tabulocolumnaire") sowie mit der sehr dornenbesetzten Septenseitenfläche und Perithek.

Agathelia asperella REUSS, 1854
Taf. 1, Fig. 1, 3, 5

* 1854 *Agathelia asperella* : REUSS: 82, Taf. IX, Fig. 10-12.
1881 *Agathelia asperella* REUSS - QUENSTEDT: 978, Taf, 181, Fig. 8.
1886 *Stylina turbinata* : TRAUSCHOLD: 124, Taf. II, Fig. 1.
1889 *Heterocoenia crassa* : KOBY: 460, Taf. 123, Fig. 5.
v 1903 *Agathelia asperella* REUSS - FELIX: 262-264, Text-Fig. 30, 32.
1907 *Stylina turbinata* TRAUSCHOLD - KARAKASCH: 238, Taf. 23, Fig. 1, 2.
1926 *Agathelia urgonica* : DIETRICH: 75-76, Taf. V, Fig. 1, Taf. VIII, Fig. 2.
1930 *Agathelia asperella* REUSS - KUHN & ANDRUSOV: 7.
1937 *Agathelia asperella* REUSS - KUHN & ANDRUSOV: 7, 11.
?1937 *Agathelia asperella* REUSS - BATALLER: 141.
1960 *Agathelia asperella* REUSS - SCHEIBNER: 282.
1961 *Agathelia turbinata* (TRAUSCHOLD) - BENDUKIDZE: 20-21, Taf. II, Fig. 6a, b, 7a, b,Taf. V, Fig. 7, Text-Fig. 7.
1966 *Agathelia turbinata* (TRAUSCHOLD) - KUZMICHEVA: 61.
v 1975 *Agathelia asperella* REUSS - L. & M. BEAUVAIS: 576-577, Text-Fig. 1, Fig. 2, Text-Fig. 2, Fig.1,2.
v 1982 *Agathelia asperella* REUSS - BEAUVAIS, Bd. I:44-46, Taf. LXI, Fig. 7, Taf. LXII, Fig. 1, 2.

1985 *Agathelia asperella* Reuss - Liao & Xia: 152-153, Taf. XI, Fig. 6a, b.
v 1989 *Agathelia asperella* Reuss - Hofling: 55.
v 1992 *Agathelia asperella* Reuss - Eliášová: 405, Taf. VI, Fig. 1.
1994 *Agathelia asperella* Reuss - Liao & Xia: 69, Taf. V, Text-Fig. 43 a-c.

Dimensionen: dl: 2,8-5,5 mm
d: 4,5-8 mm
c-c: 4-7 (-9,5) mm
s: 6+6+12+S_4

Beschreibung: Die Kolonie ist massiv, plocoid mit z.T. erhabenen Koralliten. Die Knospung ist extracalicinal. Im Querschnitt sind die Polypen rund bis oval. Sie werden durch ein blasiges Coenenchym miteinander verbunden. Bei Kolonien mit reger Knospungstätigkeit sind die Kelche sehr engstehend, ihre Form oft breit elliptisch und meist 2-3 mm im Durchmesser. Septen, die als Costae in die Perithek gehen, sind in 3 vollständigen Zyklen entwickelt. Sie sind kompakt und lateral mit meist feinen, z.T. ausgelängten, Granulae besetzt. Ihre inneren Enden weisen hin und wieder Auriculae auf. Ein beginnender 4. Zyklus ist nicht costat und bevorzugt nur dornenartig ausgebildet. Die Columella kann fehlen, rudimentär oder schwach bis deutlich entwikkelt sein. Oft ist sie jedoch trabekulär oder lamellar und steht häufig mit den trabekulären Verlängerungen der Septen des ersten Zyklus in Verbindung. Durch Verschmelzung der Costosepten im peripheren Bereich kann es zur Bildung einer Pseudothek kommen. Die unregelmäßig entwickelte Endothek besteht aus dünnen tabulaten und konvexen Dissepimenten. Die Wand ist parathekal. Die Mikrostruktur zeigt runde isolierte oder zu axialen Linien angeordnete mittelgroße bis große Trabekel.

Anmerkung: Verschiedene Bearbeiter (z.B. Dietrich 1926) gründen die artliche Differenzierung von *Agathelia* auf die Kelchgröße. Jedoch bereits Felix (1903), wie später auch Oppenheim (1930), dokumentierte die erhebliche Variationsbreite der Kelchgröße und erkannte, „daß es nicht statthaft scheint, darauf Varietäten zu gründen."

Material: 24 herausgewitterte Kolonien (At 1, KA3-2a, KA3-5, KA3-7, KA3-12, KA3-13, KA4-1, KA-A, KA-K, KA-N, B3/9, B5/15, B6/10, B7, B13, 23C/I; 23C/III; 23C/IV; 23C/IX; 24-1/2, 24-1/3, 24-1/7; 35/XII; 35/XVI).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: weitere Lokalitäten des Gosaubeckens (Nefgraben, Wegscheidgraben, Edelbachgraben, Hofergraben, Pass Gschütt, Brunstloch, Gschröfpalfen, Schattauer), Gosau-Fm. (Rigausbach, Scherergraben, Piesting), Hauterive der Krim, Barrême-Apt von Tansania, Alb-Cenoman von Tibet, Ober-Cenoman bis Unter-Turon der Tschechischen Republik, Santon-Campan der Slowakei, ? Maastricht von N-Spanien.

Agathelia sp.

In Dünnschliffen aus dem Profil Brandenberger Gosau finden sich z.T. Fragmente und Anschliffe einzelner Polypare oder Kolonien von *Agathelia*. Eine artliche Zuordnung ist jedoch nicht möglich.

Material: (KA2-4; 23C/XXI; 48/V; 48/XXI).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Gattung *Heliocoenia* Étallon, 1858

Typusart: *Heliocoenia variabilis* Étallon, 1858 (Holotyp verschollen)

Jüngste Untersuchungen durch Beauvais (1994) ergaben, daß der Holotyp von *Heliocoenia* verschollen ist. Sie studierte zahlreiche Originale verschiedener Kollektionen und gelangte so zu einer überarbeiteten Gattungsdiagnose: „Kolonie plocoid; Polypare klein, durch eine blättrige Perithek verbunden; Radiärelemente sind Costosepten, angeordnet in bilateraler Symmetrie, meist durch die in der Symmetriachse abgeplattete Columella betont; Costosepten hevorspringend, zum Wandbereich verdickend und sich in den Perithekalbereichen verlängernd; ... Septeninnenränder von S_1 sind mit Auriculi versehen, welche mit denen der *Stylina* identisch sind; im Querschnitt sind die Septeninnenränder oft rhopaloid, claviform oder T-förmig, die übrigen Septen sind bicuneiform; Interpolypare Septenteile besitzen keine Verlängerungen zum Axialbereich und treten in doppelter Anzahl wie die calicinalen Septen auf; ..."

Beschreibungen, welche die besondere Entwicklung sowohl der Septen, als auch der Wände von *Heliocoenia* verdeutlichen, lieferte Roniewicz (1966: 202 ff.): „Die Radiärelemente treten in 2 Ausbildungen auf:

a) vorragende Costosepten, bicuneiform, in Wandnähe verdickt, als dünne Rippen oder Granulae in die Perithek verlängert;

b) interpolypare Elemente ... im allgemeinen als dünne Costae- oder Granulaereihen entwickelt; in der Perithek, ausgenommen des sehr kelchnahen Bereiches, lösen sich die Septen in Trabekel mit chaotischer Anordnung auf. Daraus resultiert eine Perithek mit sehr undeutlich rippenartiger, oder sehr oft, granuliert erscheinender Oberfläche. Die Endothek wird aus tabuloiden Elementen aufgebaut, welche das gesamte Lumen einnehmen. Die Perithek besteht aus einer feinen, vesikulären Exothek einerseits, sowie auch aus Costal-Trabekeln, deren vertikale Entwicklung sich im Verlauf des Koloniewachstums verändert ... Das spongiöse Dissepiment-Gewebe ist verwitterungsanfällig, worauf sich der schichtige Aufbau der Perithek aus Zonen unterschiedlicher Widerstandskraft gründet."

Der Einteilung Kobys (1881) folgend, spaltet Roniewicz (1966; 1976) diese Gattung gemäß der Ausbildung der Septenzyklen in drei Untergattungen (*Hexaheliocoenia, Octaheliocoenia* und *Decaheliocoenia*). Aufgrund der stark schwankenden Ausbildung des Septalapparates in den Koralliten innerhalb derselben Kolonie akzeptierten Errenst (1990: 181ff.) und Beauvais (1994) diese Einteilung nicht. Auch hier wird einer derartigen Differenzierung in Untergattungen nicht entsprochen.

Mit der Begründung der granulierten Perithek transferierte Roniewicz (1976: 59) die Gattung *Heliocoenia* in die Euheliidae Vaughan & Wells 1943. Spätere Untersuchungen des Originalmaterials verschiedener *Heliocoenia*-Arten veranlaßten Beauvais (1994), diese Gattung in die Familie

Agatheliidae L. & M. BEAUVAIS zu stellen. Als wichstigste Gründe führt sie die spezielle Entwicklung der Perithek sowie die der Septen an.

Heliocoenia carpathica MORYCOWA, 1964
Taf. 2, Fig. 4

v* 1964 *Heliocoenia carpathica* : MORYCOWA: 42-44, Taf. VI, Fig. 3, Taf. VII, Fig. 4, 5, Taf. VIII, Fig. 1a-c, 2, Taf. XI, Fig. 3, Text-Fig. 5.

1980 *Heliocoenia carpathica* MORYCOWA - KUZMICHEVA, in CHERNOV et al.: 93-94, Taf. XXXIV, Fig. 5.

1981 *Heliocoenia carpathica* MORYCOWA - TURNŠEK & MIHAJLOVIC: 11-12, Taf. 4, Fig. 1-3.

1995 *Heliocoenia carpathica* MORYCOWA - LOSER: 44.

Dimensionen: d (gesamt): 2,5-3,5 mm
d (ohne Perithek): 1,5-2 mm
c-c: 2,5-4 mm
s: 20-24 (26)
Costae: bis ca. 48

Beschreibung: Die massive, plocoide Kolonie besitzt runde bis leicht elliptische Korallite. Die kompakten, nonconfluenten und oft feinen Costosepten treten in meist 3 kompletten Zyklen sowie hexamerer Anordnung auf. Lateral besitzen sie feine Granulae. Die 6 Septen des ersten Zyklus reichen oft weit in den Axialraum, wo sie sich selten mit der kurzen, lamellaren Columella verbinden. Die 6 Septen des zweiten Zyklus erreichen 1/3 des Kelchdurchmessers und z.T. auch fast gleiche Länge wie die ältesten Septen. Jüngste Septen sind als feine und kurze Dornen erhalten. Die Endothek wird aus subtabulaten Dissepimeneten gebildet. Die Exothek besteht aus vesikulären Dissepimenten oder ist kompakt. Die Wand ist septothekal. Mikrostrukturelle Bildungen sind nicht erhalten.

Anmerkung: Bezüglich Kelchdurchmesser und Abstand der Kelchzentren ergeben sich große Übereinstimmungen mit der Form *Heliocoenia corallina* KOBY, welche jedoch deutlich höhere Anzahl an Septen (32) sowie Costae (64) aufweist. Das hier beschriebene Material stimmt mit der Originaldiagnose von MORYCOWA (1964) sehr gut überein. Eine möglicherweise synonyme Form stellt *Heliocoenia vadosa* (POČTA) dar. Nach der Auffassung von ELIÁŠOVÁ (freundl. mündl. Mitt. 1996) bestehen die größten Unterschiede in dem etwas größeren Kelchdurchmesser und den unregelmäßiger ausgebildeten Septen bei *H. vadosa*.

Material: 5 Kolonien im Gesteinsverband (GL-257a; MER-8; MER-10; WS 51-H1; ME 158).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Barrême bis Unter-Apt der polnischen Karpathen, SW-Ukraine und E-Serbien, (?) Apt von Griechenland.

Familie Stylinidae D'ORBIGNY, 1851
Gattung *Eohydnophora* YABE & EGUCHI, 1936

Typusart: *Eohydnophora tosaensis* YABE & EGUCHI, 1936

Originaldiagnose aus YABE & EGUCHI (1936: 142): „Corallum wie *Hydnophora*; unterscheidet sich jedoch durch das Auftreten von horizontalen Dissepimenten." Nachfolgende Bearbeitungen (z.B. MORYCOWA 1971) ergaben einerseits weitere Unterschiede zwischen diesen beiden Gattungen, besonders bezüglich der Mikrostruktur, sowie

Gattung	Polyparanordnung	Wand	Endothek	Columella	Mikrostruktur	Familie
Hydnophora FISCHER von WALDHEIM		septo-, septoparathekal und/oder parathekal		parietal, schwach entwickelt		Faviidae
Eugyra FROMENTEL		septothekal		keine		Faviidae
Myriophyllia d'ORBIGNY		septothekal		styliform (-substyliform)		Faviidae
Pseudomyriophyllia MORYCOWA		parathekal (selten septoparathekal)		parietal (erscheint aber oft styliform oder als kleine Lamelle)		Faviidae
Eohydnophora YABE & EGUCHI		septothekal (selten septoparathekal)		keine		Stylinidae
Felixigyra PREVER		septothekal		keine		Stylinidae

Tab. 12: Gegenüberstellung einiger hydnophoroider und mäandroider Gattungen (stark verändert nach MORYOWA (1971)).

andererseits auch große Ähnlichkeit mit den Gattungen *Eugyra* FROMENTEL und *Felixigyra* PREVER (Tab. 12). Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale zur Gattung *Hydnophora* stellen die Ausbildung der Wand dar, welche bei letzterer septo-, septoparathekal und parathekal ist (bei *Eohydnophora* überwiegend septothekal, selten septoparathekal) sowie in einer unterschiedlichen Art der Septalornamentierung (zahlreiche, feine, spiniforme Granulae bei *Hydnophora*; unregelmäßig auftretende, in Form und Größe variierende Granulae bei *Eohydnophora*).

Eohydnophora ovalis MASSE & MORYCOWA, 1994
Taf. 3, Fig. 1, 3

* 1994 *Eohydnophora ovalis* : MASSE & MORYCOWA: 440-442, Taf. 1a-c, 2a-c, Text-Fig. 4A-D.

Dimensionen: Länge (Collis): 1-3,5 mm
d (Collis): (0,7) 1-1,8 mm
s/Collis: 3-15
s/mm: 5-6/2
dis/mm: 4-5/2

Beschreibung: Die bis 10 cm große, massive, mäandrohydnophoroide Kolonie besitzt kurze, isolierte Collines. Die Septen sind costat, kompakt und lateral mit feinen Granulae besetzt. Häufig erscheinen nur Septen erster Ordnung, welche an ihren freien Enden manchmal claviform verdickt sein können. Kurze und dornenartige Septen zweiter Ordnung treten sehr unregelmäßig verteilt auf. Eine Columella fehlt. Die Wand ist septo- bis septoparathekal. Die Endothek besteht aus tabulaten und z.T. vesikulären Dissepimenten. Die Mikrostruktur zeigt die Entwicklung von einfachen, vorwiegend mittelgroßen Trabekeln, welche als leichtgeschwungene Medianlinien erscheinen können. Stellenweise sind sie zick-zack-förmig angeordnet, wodurch z.T. Ähnlichkeiten mit der Bildung von divergenten Trabekeln entstehen können.

Material: 5 Kolonien im Gesteinsverband (BA-1a; BA-2a-I, b; MER-27; MAT 217-CII; OG 296).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Unter-Apt von Frankreich.

Gattung *Felixigyra* PREVER, 1909

Typusart: *Felixigyra deangelisi* PREVER, 1909

Originaldiagnose aus PREVER (1909: 118-119): „Konische Form mit konvexer Oberfläche; Calicen eher elliptisch; ... direkt durch die Wände verbunden; Calicen an ihren Enden durch laterale Fortsätze miteinander verbunden, so daß sie zick-zack-geformte Kämme bilden; eine vollständige Serie von Calicen erscheint wie eine Gebirgskette, mit talähnlichen Ebenen dahinter; Serien z.T. konfus und unregelmäßig entwickelt; die Wand ist eher dick; Septen wenig zahlreich und gerade; die der ersten Ordnung erscheinen gut entwickelt, ihre Enden geschwollen; die der zweiten Ordnung sind wenig ausgebildet; Septen dritter Ordnung kaum vorhanden; meist sind 6-8 Septen zu beobachten; Traversen zahlreich, nicht sehr dick, subhorizontal, subequidistant ..."

Felixigyra patruliusi patruliusi MORYCOWA, 1971
Taf. 2, Fig. 1, Text-Fig. A, B

v* 1971 *Felixigyra patruliusi patruliusi* : MORYCOWA: 62-64, Taf. X, Fig. 1-4, Taf. XI, Fig. 1, Text-Fig. 18.

1995 *Felixigyra patruliusi* MORYCOWA - LÖSER: 45.

Dimensionen: Länge (Collis): (1) 1,5-4 (5) mm
c-c (Collis): (0,7) 1-1,5 (2) mm
s (Collis): 7-23
s/mm: 4-6/2

Beschreibung: Die massive, wenige cm bis mehrere dm große, hydnophoroide bis submäandroide Kolonie ist mit Polyparen, welche in meist kurzen, sinuosen Serien stehen, besetzt. Die Costosepten sind kompakt, lateral mit wenigen spiniformen Granulae besetzt und in 1-2 Ordnungen entwickelt. Ihre axialen Enden können claviforme Verdickungen aufweisen. Selten sind Septen einer beginnenden 3. Ordnung zu beobachten. Die Serien weisen z.T. Verzweigungen auf, welche sich in unterschiedlichen Positionen und Winkeln abspalten (Fig. 17B). Diese Art der Vermehrung wird hier als ‚laterale Knospung' bezeichnet. Späte Stadien dieser Vermehrung werden dadurch angezeigt, daß benachbarte Serien direkt durch Septen oder auch durch laterale Fortsätze verbunden sind (Fig. 17A). Die Endothek besteht aus langen tabulaten und wenigen vesikulären Dissepimenten. Eine Columella fehlt. Teilweise sind zwischen den Polyparreihen laterale Septenfortsätze in unterschiedlicher Entwicklung erhalten, welche wie Columellarbildungen erscheinen. Die Wand ist septothekal. Die Mikrostruktur besteht aus einfachen kleinen bis mittelgroßen Trabekeln.

Material: 7 freigewitterte Kolonien (WS 51-D; MRB; ME 158-GII; MAT 217-DII; OG 226b-II; MER-23; L-3).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Unter-Apt der rumänischen Karpathen und Griechenland.

Familie Cyathophoridae VAUGHAN & WELLS, 1943
Gattung *Cyathophora* MICHELIN, 1843

Typusart: *Astraea bourgueti* DEFRANCE, 1826

Eine überarbeitete Gattungsdiagnose liefert GEYER (1954): „Corallum plocoid und massig. Polypare dicht gedrängt und kaum hervorragend. Kelche durch costate und tabulate Perithekalstrukturen verbunden; Septen gut ausgebildet, jedoch sehr kurz; Columella nicht vorhanden; tabulate Dissepimente stark ausgeprägt."

Als wesentliche Merkmale nennen MORYCOWA (1971: 41) und RONIEWICZ (1976: 44) die mehr oder weniger tabulate Endothek sowie die kurzen Septen.

Anmerkung: In einer Revision faßt LÖSER (1994: 8-10) die Gattungen *Cryptocoenia, Pseudocoenia, Orbignycoenia* sowie auch *Cyathophora* p.p. als Synonyme von *Adelocoenia* D'ORBIGNY auf. Aufgrund verschiedener Unklarheiten, welche sich innerhalb der Durchführung der Revision ergaben, wurde sie für bedenklich gehalten (ausführliche Diskussion siehe BARON-SZABO & BERTLING 1995). Neuere Untersuchungen durch BARON-SZABO & BERTLING

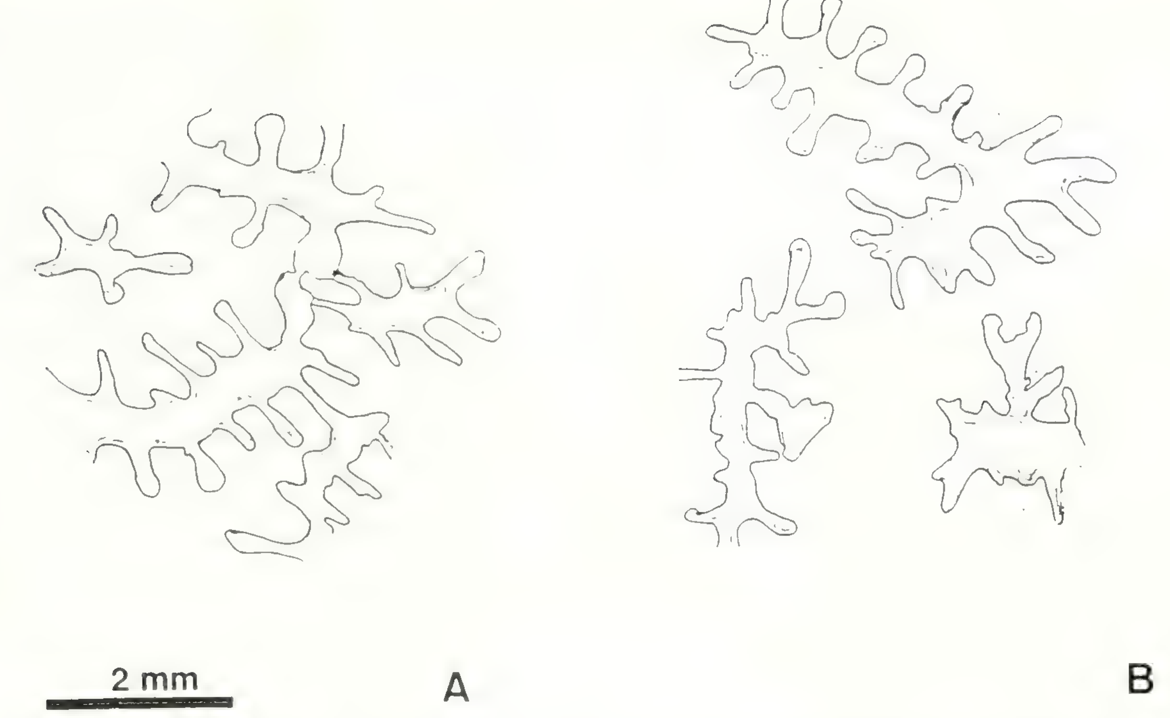


Fig. 17: *Felixigyra patrulıusi patrulıusi* MORYCOWA: A: durch Septen und/oder laterale Fortsätze verbundene Serien. B: Entwicklung von Verzweigungen, welche sich auf vielfältige Weise von den Serien abspalten können. Diese Art der Vermehrung wird hier als „laterale Knospung" bezeichnet.

(1996) zeigten, daß die Voraussetzungen für die Benennung eines Neotyps in diesem Fall nicht gegeben sind.

Adelocoenia wird weiterhin als nom. dub. und die oben genannten Gattungen als weiterhin taxonomisch unabhängig betrachtet.

Cyathophora haysensis WELLS, 1932
Taf. 3, Fig. 5

v* 1932 *Cyathophora haysenesis* WELLS: 237, Taf. 30, Fig. 4, Taf. 32, Fig. 5.
1944 *Cyathophora haysensis* WELLS - WELLS: 433-434, Taf. 69, Fig. 5, 6.
pars 1964 *Cyathophora steinmanni* FRITZSCHE - MORYCOWA: 24-25, Taf. III, Fig. 2a, b, Taf. V, Fig. 2, 3.
1988 *Cyathophora steinmanni* FRITZSCHE - KUZMICHEVA, in ALIEV et al.: 155-156, Taf. I, Fig. 2a, b.
v 1993 *Cyathophora steinmanni* FRITZSCHE - BARON-SZABO: 155, Taf. 1, Fig. 4.

Dimensionen: d: 2,5-3,2 mm
c-c: 2,5-4 mm
s: (16) 18-22 (24)

Beschreibung: Die massive, plocoide Kolonie besitzt rundliche Korallite. Die kompakten Costosepten sind in 2-3 Zyklen in 6er Systemen entwickelt sowie sehr kurz und dornenartig. Älteste Septen erreichen maximal $^{1}/_{6}$ des Kelchdurchmessers. Eine Columella fehlt. Die Endothek besteht aus langen, tabulaten bis leicht gebogenen Dissepimenten. Kurze vesikuläre Dissepimente formen die Exothek. Die Wand ist para- bis septothekal. Die Mikrostruktur ist nicht erhalten.

Anmerkung: In seiner Arbeit von 1944 korrigierte WELLS die Originalbeschreibung seiner 1932 aufgestellten Art. Irrtümlicherweise hatte er dort die Anzahl der Septen mit 10-12, anstatt 20-24, angegeben.

In der Literatur der letzten Jahrzehnte wurden Exemplare zu *Cyathophora steinmanni* FRITZSCHE gestellt, die sich in ihren Dimensionen jedoch z.T. erheblich von dieser Form unterscheiden. FRITZSCHE (1924) gibt für seine Art einen Kelchdurchmesser von $1^{3}/_{4}$ - 2 mm, eine Septenzahl von bis zu 24 sowie einen Kelchabstand von 2- (?) 3 mm an (in einem offensichtlichen Druckfehler steht dort allerdings 2-2 mm). FRITZSCHE betont ausdrücklich, daß für *C. steinmanni* die kleinen Kelche ein wichtiges Merkmal darstellen. MORYCOWA (1964), KUZMICHEVA (1988) und BARON-SZABO (1993) beschreiben Formen mit deutlich größeren Dimensionen. So gibt BARON-SZABO einen Kelchdurchmesser von 2,5 mm und einen Kelchabstand von 4 mm an; KUZMICHEVA dokumentiert Formen mit d: 2-4,5 mm und c-c: 3,5-6 mm. Dadurch ergeben sich große Übereinstimmungen mit *C. haysensis* WELLS. MORYCOWA (1964) stellt Exemplare von zwei verschiedenen polnischen Lokalitäten zu *C. steinmanni*. Während die der Lokalität Jastrzebia-Trzemesna große Ähnlichkeiten mit *C. haysensis* aufweisen (d: im Mittel 2,5-3,2 mm, c-c: im Mittel 3,5-5 mm, s: 12-24), gehören die Stücke der Lokalität Wozniki nicht hierher (d: 2-4 mm, c-c: 3,5-6 mm, s: 24-30).

Material: 1 Kolonie im Gesteinsverband (BA-7cIII).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Hauterive-Barrême von Polen, Unter-Barrême von Turkestan und des Kaukasus, Barrême von Aserbeidschan, Ober-Apt bis Unter-Alb von Venezuela und Spanien, Unter-Alb von Texas.

Cyathophora miyakoensis (EGUCHI, 1936)
Taf. 3, Fig. 4, 6

1936 *Miyakopora miyakoensis* : EGUCHI: 72, Text-Fig. 4, 4a.
1964 *Cyathophora minima* ETALLON - MORYCOWA: 22-23, Taf. III, Fig. 1a, b, Taf. V, Fig. 4
1976 *Cyathophora miyakoensis* (EGUCHI) - TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 47-48, 74, Taf. 1, Fig. 3-5.
v 1979 *Cyathophora* aff. *miyakoensis* (EGUCHI) - SCHOLZ: 55-56, Text-Fig. 43

Dimensionen: d: 0,8-1,5 (2) mm
c-c: 1,8-2,5 mm
s: 8-12

Beschreibung: Die massive, plocoide, z.T. domartig gewachsene Kolonie ist allseitig von zahlreichen Koralliten besetzt. Die langen Kelche besitzen einen sehr kleinen Durchmesser. Die sehr kurzen, dornenartigen Septen sind kompakt und in maximal 2 kompletten Zyklen entwickelt. Eine Columella fehlt. Die Endothek besteht aus langen, tabulaten Dissepimenten. Die Exothek wird aus kurzen vesikulären Dissepimenten gebildet. Die Wand ist eine dünne Parathek (selten Septothek). Die Mikrostruktur ist nicht erhalten.

Material: 1 Kolonie im Gesteinsverband (BA-2b-II) und 1 großteils freigewitterte Kolonie (MER-9).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Barrême bis Unter-Apt von Polen, Urgon von Japan und Slowenien.

Familie Cladophylliidae MORYCOWA & RONIEWICZ, 1990

Gattung *Cladophyllia* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851

Typusart: *Lithodendron dichotomum* GOLDFUSS, 1826

Synonyme: *Schizosmilia* KOBY, 1888; *Schizosmiliopsis* BEAUVAIS, 1963.

Eine völlig überarbeitete Gattungsdiagnose lieferten MORYCOWA & RONIEWICZ (1990: 167 ff.): „Phaceloid; Korallite frei; zeitweise mit den Wänden verbunden; Vermehrung durch ‚septal division', eine besondere Form der intratentakulärer Teilung (zwei gegenüberliegende Septen verbinden sich; die beiden dadurch entstehenden Korallithälften entwickeln sich zu eigenständigen Polyparen und verzweigen sich dichotom, siehe Fig. 18); Symmetrie radial oder radiobilateral; Korallite subzirkulär im Querschnitt; Außenkante der Korallite scharf; Septen nonexsert; Septenseiten mit kleinen und scharf begrenzten Granulae besetzt; innere Septenenden besitzen regelmäßige, auriculäre Zähnchen; interseptale Anastomosis vorhanden; Columella trabekulär; Endothek besteht aus tabuloiden Dissepimenten und vollständigen Ringen aus großen peripheren Dissepimenten; Septothek dick mit im Querschnitt faltig auftretender Oberfläche; Trabekeldurchmesser zwischen 30 und 80 µm."

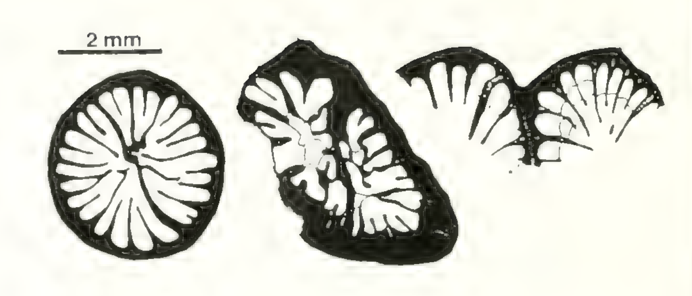


Fig. 18: Stadien der Polyparteilung am Beispiel der *Cladophyllia minor* BEAUVAIS, 1975: A: Initialstadium, charakterisiert durch das Verschmelzen zweier gegenüberliegender Septen; B: Fortgeschrittenes Stadium mit neuen Septen auf der Wandoberfläche entwickelt; C: Spätes Stadium mit medianer Wandlinie und beginnender Abschnürung beider Korallite voneinander (nach MORYCOWA & RONIEWICZ 1990).

Cladophyllia zeigt größte Ähnlichkeit mit der Gattung *Apocladophyllia* MORYCOWA & RONIEWICZ, 1990. Eine Gegenüberstellung beider Formen gibt Tab. 13.

Cladophyllia cf. *rollieri* (KOBY, 1888)
Taf. 9, Fig. 4; Text-Fig. A, B, C

1888 *Schizosmilia rollieri* : KOBY: 436 ff., Taf. 114, Fig. 4.
v 1972 *Schizosmilia rollieri* KOBY - TURNŠEK S. 44, 100, Taf. 25, Fig. 3, 4.
v 1976 *Schizosmilia rollieri* KOBY - RONIEWICZ: 110, Taf. III, Fig. 5 a-c.

Tafel 1

Fig. 1 *Agathelia asperella* REUSS. Orientierter Querschnitt. Probe: KA3-5; Maßstab: 3 mm.
Fig. 2 *Dimorphastraea glomerata* REUSS. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA3-9); Maßstab: 10 mm.
Fig. 3 *Agathelia asperella* REUSS. Längsschnitt; Brandenberger Gosau (KA3-5); Maßstab: 6 mm.
Fig. 4 *Dimorphastraea glomerata* REUSS. Querschnitt leicht oblique; Brandenberger Gosau (KA3-9); Maßstab: 7 mm.
Fig. 5 *Agathelia asperella* REUSS. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (B7); Maßstab: 6 mm.
Fig. 6 *Dimorphastraea glomerata* REUSS. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA3-9); Maßstab: 4 mm.


1
2
3
4
5
6

Gattung / Merkmale	*Cladophyllia* MILNE-EDWARDS & HAIME	*Apocladophyllia* MORYCOWA & RONIEWICZ
Korallite	gerade oder gedreht, sich gabelnd, frei oder mit den Wänden verbunden	gerade oder gedreht, sich gabelnd, durch Apophysen oder mit den Wänden verbunden
äußeres Erscheinungsbild	horizontal faltig erscheinend, vertikal ausgelängt	horizontal faltig erscheinend, vertikal ausgelängt
Wand	Septothek	Septothek
Kelch	subzirkulär, äußere Kante scharf, Axialgrube leicht exzentrisch	subpolygonal, äußere Kante scharf, Axialgrube zentral
Columella	klein, trabekulär, sich mit Septen verbindend	klein, trabekulär, sich mit Septen verbindend
Septen	nonexsert, eher anastomisierend	nonexsert, eher frei
innere Septalenden	gleichmäßige Zähnchen	gleichmäßige Zähnchen
laterale Ornamentierung	klein, scharf, granular	klein, scharf, granular
Symmetrie	radial bis radiobilateral	radial, während des Knospungsbeginns radiobilateral
Endothek	subtabular mit großen Dissepimenten im Wandbereich	subtabular
Knospung	gleichwertige Teilung durch gegenüberliegende Septen S_1	gleichwertige Teilung durch gegenüberliegende Septen S_1
Verjüngung	auftretend	fehlend
Durchmesser der Trabekel	Haupttrabekel ca. 30-80 µm, Sekundärtrabekel ca. 30 µm	Haupttrabekel ca. 30-80 (120) µm
Stratigraphische Reichweite	Bajoc-Alb	Tithon-Apt

Tab. 13: Gegenüberstellung diagnostischer Merkmale der Gattungen *Cladophyllia* Milne-Edwards & Haime und *Apocladophyllia* Morycowa & Roniewicz (verändert nach Morycowa & Roniewicz 1990). Während zu *Cladophyllia* die Arten von *Schizosmilia* Koby und *Schizosmiliopsis* Beauvais gestellt wurden, vereinigt *Apocladophyllia* einige Vertreter von *Stylosmilia* Milne-Edwards & Haime.

1990 *Schizosmilia rollieri* Koby - Errenst: 164, Taf. 2, Fig. 1.
1990 *Cladophyllia rollieri* (Koby) - Morycowa & Roniewicz: 168 ff.
v 1991 *Schizosmilia rollieri* Koby - Prinz: 181, Taf. 3, Fig. 10, Taf. 4, Fig. 1.

Dimensionen: d (adult): 2-3 mm
s (adult): (14) 18-24

Beschreibung: Die dichte, dm große, phaceloide (-dendroide) Kolonie besteht aus parallel angeordneten Koralliten. Im Querschnitt sind sie rund bis oval oder, in Bereichen noch nicht abgeschlossener Knospung, polygonal (Fig. 18). Die kompakten Septen, welche weit in den Axialraum reichen können, sind in 2-3 Zyklen entwickelt. Älteste Septen können sich verbinden. Anastomosis ist häufig zu beobachten. Eine septothekale Wand ist selten vollständig erhalten. Feine bis kräftige, tabulate Dissepimente bilden die Endothek. Die Mikrostruktur ist nicht erhalten.

Anmerkung: Aufgrund des nicht optimalen Erhaltungszustandes erfolgt die artliche Zuordnung unter Vorbehalt.

Material: 7 Kolonien im Gesteinsverband (OG 296-78b; HW 104; HW 193; ME 286a; MAT 25-III; MAT 217g; MAT 217-2).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Aalen-Bajoc von Chile, Kimmeridge von NE-Spanien und den rumänischen Karpathen, Ober-Oxford der Schweiz, Ober-Oxford bis Unter-Kimmeridge von Slowenien.

Tafel 2

Fig. 1: *Felixigyra patruliusi patruliusi* Morycowa. Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (OG 226-II); Maßstab: 3 mm.
Fig. 2: *Heterocoenia provincialis* (Michelin). Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA-G); Maßstab: 6 mm.
Fig. 3: *Heterocoenia provincialis* (Michelin). Längsschnittt; Brandenberger Gosau (KA-G); Maßstab: 6 mm.
Fig. 4: *Heliocoenia carpathica* Morycowa. Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (GL 257a); Maßstab: 3 mm.
Fig. 5: *Latusastraea provincialis* (d'Orbigny). Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (BA-6a); Maßstab: 3 mm.
Fig. 6: *Latusastraea provincialis* (d'Orbigny). Längsschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (BA-6a); Maßstab: 3 mm.


1
2
3
4
5
6

Unterordnung Heterocoeniina M. Beauvais, 1982
Familie Heterocoeniidae Oppenheim, 1930
Gattung *Heterocoenia* Milne-Edwards & Haime, 1848

Typusart: *Lithodendron exiguum* Michelin, 1847

Synonyme: *Stylina* Michelin, 1841; *Lithodendron* Michelin, 1845-47, partim; *Bacillastraea* Quenstedt, 1881; weitere Synonyme siehe Beauvais (1982, Bd. III: 8).

Gattungsdiagnose nach Milne-Edwards & Haime (1848/49: 308): „... Polypen besitzen eine dicke Wand und werden durch ein reichliches Coenenchym verbunden; Oberfläche und Blätter sind mit Körnern besetzt; Vermehrung durch laterale Knospung; Korallite mehr oder weniger vorspringend, in der Regel rund; keine Columella; Lamellen nur in 3er Systemen entwickelt, am Rande hervorstehend; keine Pali." Als weitere besondere Merkmale heben die Autoren die stets geringe Septenzahl und die Entwicklung eines kräftigen Hauptseptums hervor.

Von späteren Bearbeitern (Felix 1903; Janensch 1903; Oppenheim 1930; Alloiteau 1952; Beauvais 1982) wird die Gattungsdiagnose um weitere Merkmale ergänzt: „Septalapparat in bilateral-symmetrischer Anordnung entwickelt; Hauptseptum lang mit aufgeblähtem axialen Ende; Septen bestehen aus senkrecht zu ihren Seitenflächen stehenden Trabekeln, welche die Granulae bilden."

Während Alloiteau (1952: 609) sowie, ausgehend von der Originaldiagnose, auch Wells (1956) noch eindeutig von der Septalentwicklung in 3er Systemen sprechen, findet sich in verschiedenen nachfolgenden Beschreibungen von *Heterocoenia* eine Ausbildung der Septen auch in 6er Systemen (z.B. Beauvais, 1982, Bd. III: 8ff.).

Heterocoenia provincialis (Michelin, 1841)
Taf. 2, Fig. 2, 3

* 1841 *Stylina provincialis* : Michelin: 26, Taf. VII, Fig. 8.
1849 *Heterocoenia provincialis* (Michelin) - Milne-Edwards & Haime: 309.
? 1854 *Heterocoenia provincialis* (Michelin) - Reuss: 100, Taf. X, Fig. 3, 4.
1857 *Heterocoenia provincialis* (Michelin) - Milne-Edwards & Haime: 285.
1873 *Hexasmilia ferryi* : Fromentel: 423-424, Taf. 95, Fig. 1-1c.
1879 *Heterocoenia provincialis* (Michelin) - Fromentel: 498, Taf. 125, Fig. 1a-c.
non 1881 *Heterocoenia provincialis* : Quenstedt, Bd. IX: 903, Taf. 178, Fig. 32.
v 1903 *Heterocoenia provincialis* (Michelin) - Janensch: 486 ff., Taf. XXV, Fig. 1-7.
? 1903 *Heterocoenia provincialis* (Michelin) - Felix: 234, Taf. XIX, Fig. 11.
1914 *Heterocoenia provincialis* (Michelin) - Felix, pars 7: 153.
1930 *Heterocoenia provincialis* (Michelin) - Oppenheim: 265-267, Taf. XXXI, Fig. 16, 16a1932.
v 1932 *Heterocoenia* (?) *hilli* : Wells: 253-254, Taf. 31, Fig. 8, Taf. 32, Fig. 4.
1980 *Hexasmilia ferryi* Fromentel - Vidal: 29-31, Taf. VIII, Fig. 18.
v 1996 *Heterocoenia provincialis* (Michelin) - Wilmsen: 361.

Dimensionen: d: 2-2,8 mm
c-c: 3-6 mm
s: 1-6 (+S)

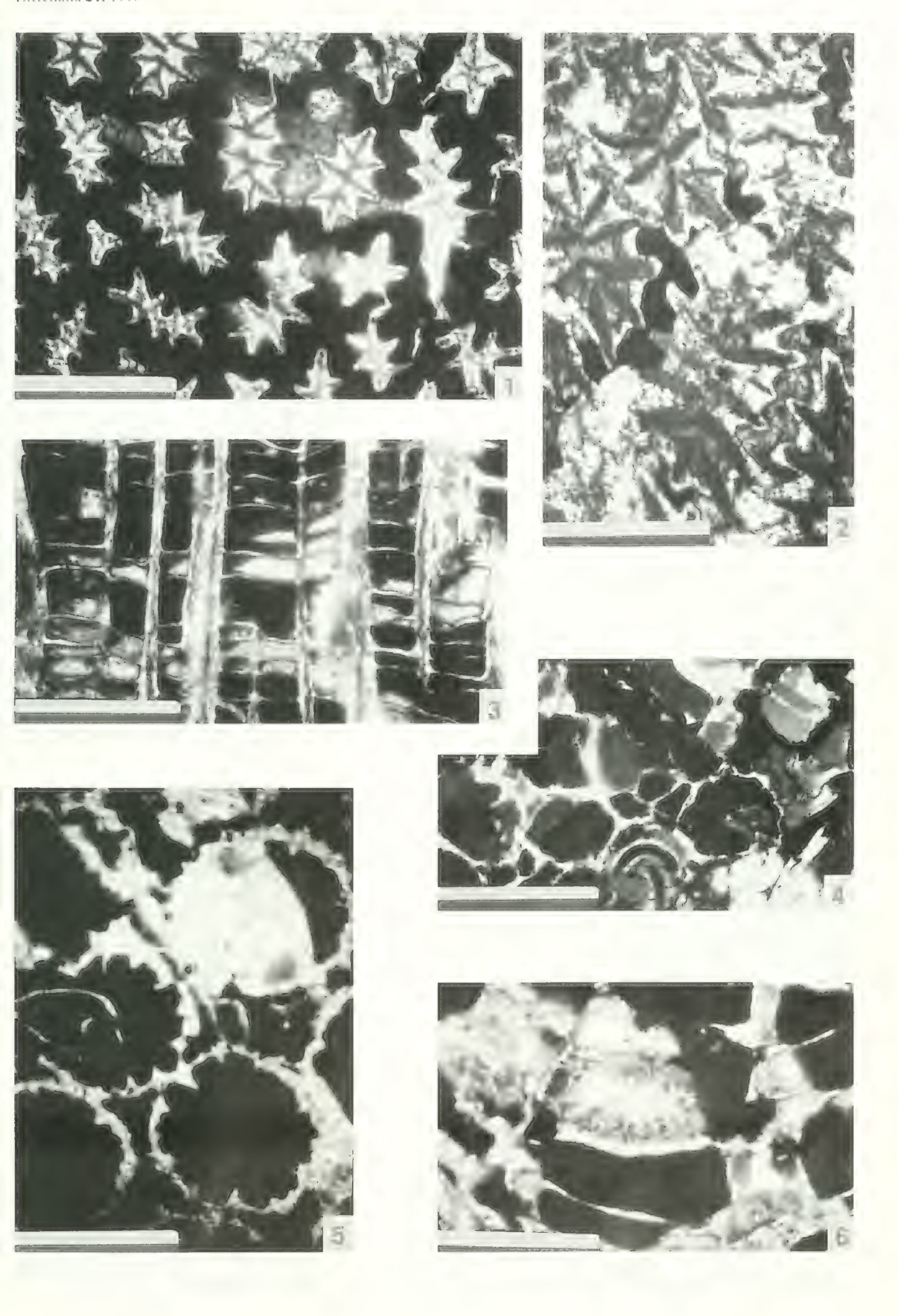
Beschreibung: Die subfasciculate bis plocoide Kolonie besitzt meist hexa- oder polygonalen Korallite. Die Septen sind kurz, oft dornenartig oder rudimentär erhalten, jedoch häufig exsert. Eine bilaterale Symmetrie des Septalapparates sowie Septen in 3er Systemen können vielfach beobachtet werden. In der Regel ist maximal ein Septenzyklus entwickelt. Selten gibt sich ein beginnender zweiter Zyklus zu erkennen. Ein Hauptseptum ist fast ausnahmslos vorhanden. Häufig reicht es bis in den Axialraum, kann dort claviform verdickt sein und somit die Existenz einer Columella vortäuschen. Eine Columella fehlt. Die Endothek besteht aus unregelmäßig vorkommenden, dünnen, vesikulären Dissepimenten. Die Wand ist eine dicke Septo- bis Septoparathek, stellenweise ist eine Stereozone zu erkennen. Durch ihre teilweise unregelmäßige Ausbildung können die Polypen einen rundlichen oder polygonalen Querschnitt erhalten. Die Exothek besteht aus blasig-grobvesikulären Dissepimenten. Die Mikrostruktur ist nicht erhalten.

Anmerkung: Bezüglich der artlichen Differenzierung von *Heterocoenia* herrscht in der Literatur Unklarheit. Die Abgrenzung einzelner Arten kann z.T. kaum nachvollzogen werden. Bereits Turnšek (1976) wies auf die Revisionsbedürftigkeit dieser Gruppe hin. Die vielfach herangezogenen Merkmale, wie stark die Oberflächenkörnelung ist und wie weit die Kelche die Stockoberfläche überragen, ist nicht spezifisch, sondern wird von ökologischen Faktoren kontrolliert, wie z.B. der Stärke der Wellenenergie (Abbott 1975). Dieselbe Problematik ergibt sich durch eine von Felix (1903) und später durch Oppenheim (1930) erweiterte Gruppierung der *Heterocoenia*-Arten nach ihren morphologischen - also von der Ökologie abhängigen - Strukturen

---

Tafel 3

Fig. 1: *Eohydnophora ovalis* Masse & Morycowa. Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (BA-2b); Maßstab: 3 mm.
Fig. 2: *Hydnophora styriaca* (Michelin). Querschnitt leicht oblique; Allgäuer Schrattenkalk (GL 253b); Maßstab: 3 mm.
Fig. 3: *Eohydnophora ovalis* Masse & Morycowa. Längsschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (BA-2b); Maßstab: 3 mm.
Fig. 4: *Cyathophora miyakoensis* (Eguchi). Querschnitt oblique; Allgäuer Schrattenkalk (BA-2b-II); Maßstab: 3 mm.
Fig. 5: *Cyathophora haysensis* Wells. Querschnitt leicht oblique; Allgäuer Schrattenkalk (BA-7cII); Maßstab: 3 mm.
Fig. 6: *Cyathophora miyakoensis* (Eguchi). Längsschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (BA-2b-II); Maßstab: 1 mm.


1
2
3
4
5
6

(Einteilung in „Plattenförmige Heterocoenien" und „Baum- bis Strauchförmige Heterocoenien"). Weitere Verwirrung sorgte die Schaffung systematischer Unklarheiten sowie diverser Homonyme, wie z.B.:

Heterocoenia provincialis (MICHELIN, 1841),
(1849 durch MILNE-EDWARDS & HAIME revidierte *Stylina provincialis*)

non *Heterocoenia provincialis* QUENSTEDT, 1881 sowie

Heterocoenia dendroides REUSS, 1854

non *Heterocoenia dendroides* FROMENTEL, 1870.

FELIX (1903: 231) revidierte einen Teil von *Heterocoenia grandis* REUSS, 1854 und faßte diese Formen unter dem Namen *Heterocoenia stachei* zusammen. Seit seiner späteren Arbeit (FELIX 1914, Pars 7: 154) versteht er jedoch unter *H. stachei* die revidierte Form von *H. provincialis* QUENSTEDT, 1881.

FELIX (1914, pars 7: 154) führt die Form *Heterocoenia provincialis* mit dem Autor FROMENTEL, 1870 auf. Da er dieses Zitat unabhängig von der Synonymliste der *Heterocoenia provincialis* (MICHELIN) nennt, muß zunächst von der Existenz eines Homonyms ausgegangen werden. Jedoch handelt es sich hierbei offensichtlich um einen Übertragungsfehler, denn das FROMENTELsche Zitat ist unkorrekt. Es stellt nicht die Schaffung eines weiteren Homonyms, sondern die Existenz eines weiteren Synonyms dar (vgl. Zitat von FROMENTEL 1879 in der Synonymliste).

Material: 3 herausgewitterte Kolonien (KA-E, KA-G, KA-M), 4 Kolonien im Gesteinsverband (KA2-4e, B2/1; 23C/V-2; 23C/XV).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: weitere Gosau-Lokalitäten (Nefgraben), Ober-Apt bis Unter-Alb von Texas (Glen Rose Formation), Turon von Frankreich, Unter-Cenoman und Coniac-Maastricht von N-Spanien.

Heterocoenia sp.

In verschiedenen Dünn- und Anschliffen aus dem Profil der Brandenberger Gosau finden sich Fragmente einzelner Korallite und Kolonien von *Heterocoenia* sp. Eine artliche Zuordnung ist nicht möglich.

Material: (KA3-6, KA2-4; 23A/VI; 23C/XII; 35/VIII).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Gattung *Latusastraea* D'ORBIGNY, 1850

Typusart: *Explanaria alveolaris* GOLDFUSS, 1829 (Holotyp verschollen)

Originaldiagnose aus GOLDFUSS (1829: 104): „Bildet eine Ausbreitung in Gestalt eines halbierten Trichters, ist an der äußeren Fläche mit einer runzligen Rinde überzogen, und auf der inneren wie eine Bienenwabe mit Zellen besetzt, welche schief hervorstehen, so daß nur ihre vordere Fläche einen scharfen, erhabenen Rand hat. Die Sternlamellen sind meistens angewittert, so daß man nur auf dem Boden einige Spuren derselben antrifft."

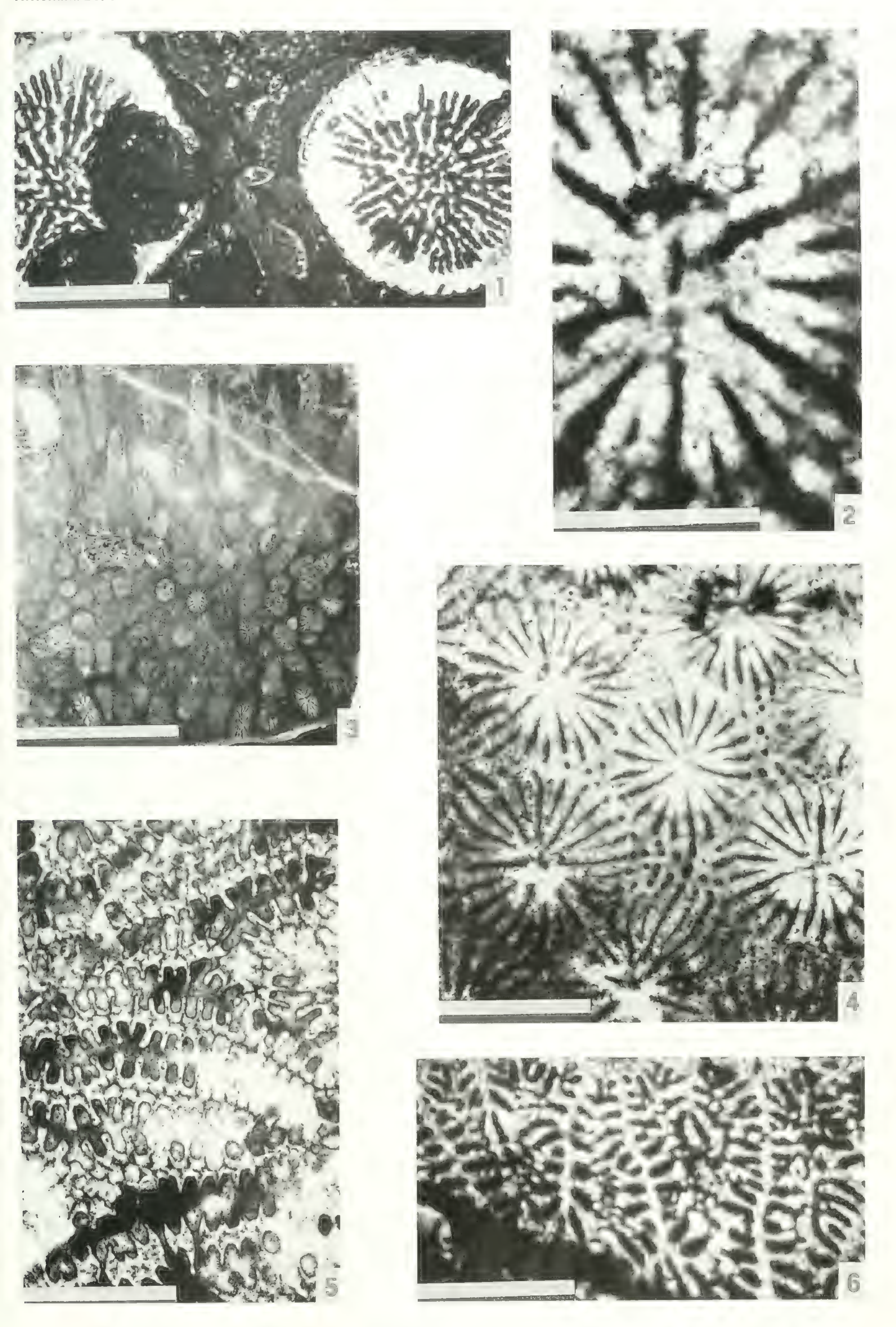
Eine überarbeitete Diagnose von *Latusastraea*, welche hier zusammenfassend dargestellt wird, gibt MORYCOWA (1971: 69-71): „... Kolonie massiv, dendroid, folios oder inkrustierend ...; Korallite erscheinen `Schwalbennest´-artig („nid d'hironelle") und weisen „Taschenknospung" auf; in horizontaler und abgeflachter Oberflächenansicht treten die Kelche mehr oder weniger semizirkulär auf, bisweilen auch fast oval; beide Korallittypen können in derselben Kolonie entwickelt sein; die costate Zone der Polypare ist schwach ausgebildet oder fehlt; Costosepten diskontinuierlich entwickelt; die Septen, mit Ausnahme des Cardinalseptums, sind rudimentär und erscheinen als Septaldornen („septes acanthines") an der Wandinnenseite; die Wand ist eine komplexe Septothek-Euthek." Diese bis dahin zu den Amphiastraeina OGILVIE gestellte Gattung (VAUGHAN & WELLS 1943; ALLOITEAU 1952; WELLS 1956) wird von ihr aufgrund mikrostruktureller Befunde in die Heterocoeniiden transferiert.

Latusastraea provincialis (D'ORBIGNY, 1850)
Taf. 2, Fig. 5, 6

1850 *Pleurocoenia provincialis*: D'ORBIGNY: 209.
1851 *Pleurocoenia provincialis* D'ORBIGNY -MILNE-EDWARDS & HAIME: 119.
1857 *Pleurocoenia provincialis* D'ORBIGNY - MILNE-EDWARDS: 620.
1879 *Pleurocoenia exiguis* : FROMENTEL, Taf. 131, Fig. 1, a, b.
1888 *Latusastraea provincialis* (D'ORBIGNY - SOLOMKO: 76.
1891 *Latusastraea provincialis* (D'ORBIGNY) - FELIX: 158, Taf. 25, Fig. 16.
v 1964 *Latusastraea exiguis* (FROMENTEL) - MORYCOWA: 69-70, Taf. XX, Fig. 3 a, b.
v 1964 *Latusastraea provincialis* (D'ORBIGNY) - MORYCOWA: 70, Taf. XIX, Fig.3a, b, Taf. XX, Fig. 4.

Tafel 4

Fig. 1: *Dermosmilia cretacica* TURNŠEK. Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (SEA 65a,); Maßstab: 3 mm.
Fig. 2 *Placocoenia major* FELIX. Vergrößerter Ausschnitt aus Fig. 4; Brandenberger Gosau (KA4-4); Maßstab: 1 mm.
Fig. 3 *Columnocoenia* cf. *ksiazkiewiczi ksiazkiewici* MORYCOWA. Koloniebereiche in Längs- und Querschnittansicht; Allgäuer Schrattenkalk (H-KU 793); Maßstab: 2 cm.
Fig. 4: *Placocoenia major* FELIX. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA4-4); Maßstab: 6 mm.
Fig. 5: *Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA). Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (MAT 217); Maßstab: 3 mm.
Fig. 6: *Myriophyllia propria* SIKHARULIDZE. Querschnitt leicht oblique; Allgäuer Schrattenkalk (BA-7cI); Maßstab: 3 mm.


1
2
3
4
5
6

v 1971 *Latusastraea exiguis* (FROMENTEL) - MORYCOWA: 72-74, Taf. XIV, Fig. 1, Text-Fig. 22, 23.

1974 *Latusastraea exiguis* (FROMENTEL) - TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 96 (16), Taf. 6, Fig. 1-2.

1980 *Latusastraea provincialis* (D'ORBIGNY) - KUZMICHEVA, in CHERNOV et al.: 99, Taf. XXXVI, Fig. 5.

1980 *Latusastraea exiguis* (FROMENTEL) - KUZMICHEVA, in CHERNOV et al.: 100, Taf. XXXVII, Fig. 1a, b.

v 1981 *Latusastraea exiguis* (FROMENTEL) - MORYCOWA: 321 ff., Taf. IX, Fig. 1-6, Taf. X, Fig. a, b, c, d, Taf. XI, Fig. 1, Taf. XII, Fig. a, b, c, d.

1985 *Latusastraea exiguis* (FROMENTEL) - SIKHARULIDZE: 23, Taf. VIII, Fig. 1, Taf. IX, Fig. 1.

1985 *Latusastraea exiguis* (FROMENTEL) - GEYER & ROSENDAHL: 167, Taf. 2, Fig. 1.

v 1993 *Latusastraea provincialis* (D'ORBIGNY) - BARON-SZABO: 157, Taf. 2, Fig. 3.

v 1996 *Latusastraea provincialis* (D'ORBIGNY) - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 18, Taf. VII, Fig. 6.

Dimensionen: d: 1-1,5 mm
c-c: 1-2 mm
s: 1- ca. 20

Beschreibung: Die massive, foliose bis cerioide Kolonie ist mit ovalen bis polygonalen Koralliten besetzt. Die Septalentwicklung ist bilateral. Ein dick und kräftig ausgebildetes Hauptseptum ist immer vorhanden. Es reicht weit in den Axialraum und kann dort stark claviform verdickt sein. Abhängig von Schnittlage und Erhaltungszustand kann dadurch unter Umständen die Existenz einer styliformen Columella vorgetäuscht werden. Eine Columella fehlt. Weitere Septen sind kurz und oft nur als winzige Dornen erhalten. Ihre Anzahl variiert erheblich (1 - ca. 20). Die Endothek besteht aus tabulaten, teilweise auch leicht gebogenen Dissepimenten. Die Wand ist eine dicke Septothek. Die Mikrostruktur ist sehr schlecht erhalten. An wenigen Stellen geben sich isolierte, einfache Minitrabekel zu erkennen.

Anmerkung: Bereits MORYCOWA (1971) wies auf die große Übereinstimmung bezüglich Korallitdurchmesser und -abstand von *L. provincialis* (D'ORBIGNY) und *L. exiguis* (FROMENTEL) hin. Als Unterscheidungsmerkmal für diese beiden Arten wird im allgemeinen die hohe Septenzahl bei *L. provincialis* (D'ORBIGNY) angeführt (24-42 Septen; z.B. MORYCOWA 1964; BEAUVAIS 1982). Da jedoch die Anzahl der Septen selbst in Polyparen innerhalb derselben Kolonie stark schwanken kann, wird dieses Merkmal als nicht artspezifisch und deshalb *L. provincialis* (D'ORBIGNY) mit *L. exiguis* (FROMENTEL) als synonym betrachtet.

Übereinstimmungen mit *Heterocoenia* MILNE-EDWARDS & HAIME ergeben sich durch die Ausbildung eines kräftigen Hauptseptums sowie der bilateralen Septalentwicklung. Unterschiede zeigen sich im Charakter der Perithek und der Form der Kelche.

Material: 7 Kolonien im Gesteinsverband (BA- 6a, b,; BA- 8b-II; MAT 217f; HD 252f-I, -II; UG-4b; UG 10 A).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Ober-Berrias bis Unter-Valangin von S-Spanien, Hauterive-Barrême der polnischen Karpathen und der Krim, Barrême von Mexiko und des Kaukasus, Barrême-Apt der rumänischen Karpathen und Slowenien, Apt von Griechenland, Ober-Apt bis Unter-Alb von N-Spanien, Turon von Frankreich.

Latusastraea sp.

Verschiedene Exemplare aus dem Allgäuer Schrattenkalk lassen eine artliche Bestimmung nicht zu, da sie nur in ungünstiger Schnittlage oder sehr schlechter Erhaltung vorliegen.

Material: (MAT 33-I; UG-2/1-4).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

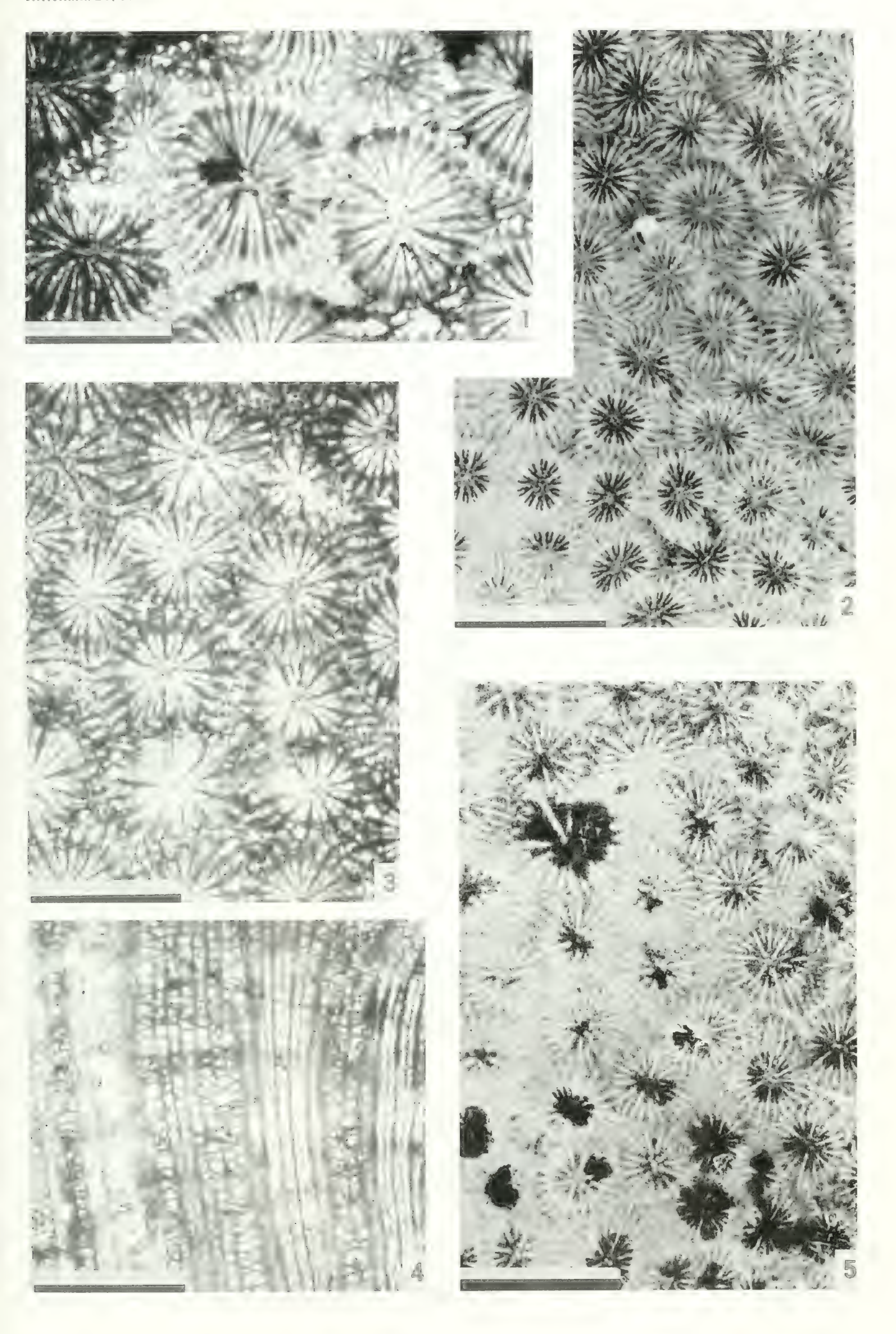
Unterordnung Faviina VAUGHAN & WELLS, 1943
Familie Faviidae GREGORY, 1900
Gattung *Eugyra* FROMENTEL, 1857

Typusart: *Eugyra cotteaui* FROMENTEL, 1857

Korrigierte und vervollständigte Diagnose von ALLOITEAU (1957: 171): „Kolonieunterseite von einer dünnen, gefalteten Holothek umgeben; Serien schmal, recht lang, leicht geschwungen, direkt durch die Wände verbunden, keine Ambulacra; Septen sind costat, kompakt, gerade und frei, z.T. zweier calicinaler Serien angehörend; jede der Costosepten besitzt eine bis an die Septothek reichende Medianlinie; costater Bereich erscheint wie ein rudimentäres Septum ...; Septen zweiter Ordnung sind ungefähr gleichartig entwickelt; Septenoberrand ist stark konvex, bisweilen fast senkrecht abfallend mit einer geringen Anzahl von mehr oder weniger rundlichen Zähnen besetzt, welche irregulär in Form und Größe erscheinen (6 bis 8 pro Oberrand); Septenseitenflächen sind mit rundlichen Granulae bestückt, welche relativ groß sowie in Reihe angeordnet auftreten; ... Endothek aus gut entwickelten dicken, subhorizontalen oder leicht gebogenen Dissepimenten und Böden; Dissepimente

Tafel 5

Fig. 1: *Placocoenia ndalakashensis* DIETRICH. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA3-1); Maßstab: 6 mm.
Fig. 2: *Neocoenia subpolygonalis* HACKEMESSER. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA4-5); Maßstab: 12 mm.
Fig. 3: *Neocoenia lepida* (REUSS). Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (B4/6); Maßstab: 6 mm.
Fig. 4: *Neocoenia lepida* (REUSS). Längsschnitt; Brandenberger Gosau (B4/6); Maßstab: 6 mm.
Fig. 5: *Placocoenia major* FELIX. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA4-4); Maßstab: 8 mm.


1
2
3
4
5

sind etwas häufiger als Böden; keine Columella; Polypare im allgemeinen undeutlich, in Reihe angeordnet."

Anmerkung: Bislang war die Zugehörigkeit der Gattung *Eugyra* FROMENTEL, 1857 zur Familie Stylinidae D'ORBIGNY, 1851 allgemein akzeptiert (ALLOITEAU 1952; VAUGHAN & WELLS 1943; WELLS 1956; ALLOITEAU 1957; u.a.). Basierend auf erneuten Untersuchungen des Holotyps der Typusart *E. cotteaui* FROMENTEL stellte MORYCOWA (1995) Merkmale fest, welche für eine Zuordnung dieser Gattung zur Familie Faviidae GREGORY, 1900 sprechen. Wichtigste Kriterien stellen hier besonders die Ornamentierung der Septen (Granulae, welche nahe des distalen Septenrandes im allgemeinen Carina-artig erscheinen) sowie die Mikrostruktur (einfache und verzweigte Trabekel, die wie bei Faviidae und Montlivaltiidae arrangiert sind) dar. Einen Vergleich mit einigen Gattungen der Familien Faviidae und Stylinidae gibt Tab. 12.

Eugyra lanckoronensis (MORYCOWA, 1964)
Taf. 4, Fig. 5

* 1964 *Myriophyllia lanckoronensis* : MORYCOWA: 50-51, Taf. IX, Fig. 3, Taf. X, Fig. 2-3, Text-Fig. 6.
1966 *Myriophyllia lanckoronensis* MORYCOWA - MORYCOWA & LEEFELD: 525-526, Taf. XXXII, Fig. 1-2.
1971 *Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA) - MORYCOWA: 58-60, Taf. 9, Fig. 1, Text-Fig. 16, 17 A.
1972 *Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA) - KUZMICHEVA: 116, 117.
v 1976 *Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA) - TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 49, 75, Taf. 3, Fig. 1-4.
1977 *Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA) - KHALILOV et al.: 90.
1981 *Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA) - TURNŠEK, in TURNŠEK & MIHAJLOVIC: 18, Taf. 12, Fig. 1-3.
1988 *Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA) - KUZMICHEVA, in ALIEV et al.: 157-158, Taf. II, Fig. 1a, b.
v 1995 *Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA) - FERNANDEZ-MENDIOLA & BARON-SZABO: 34.
v 1996 *Eugyra lanckoronensis* (MORYCOWA) - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 9, Taf. III, Fig. 1, 2.

Dimensionen: d (Serie): (1) 1,2-1,8 (2) mm
s/mm: 5-7/2
dis/mm: 4-5/2

Beschreibung: Die Kolonie ist massiv, mäandroid und weist lange, schmale, meist geschwungene Serien auf, in denen z.T. andeutungsweise Korallite beobachtet werden können. Die Septen sind costat, gleichlang und in zwei Ordnungen entwickelt. Ihre axialen Enden treten häufig claviform verdickt auf. Selten ist eine styliforme oder lamellare Columella zu finden. Die Wand ist septothekal. Tabulate Dissepimente in unterschiedlicher Dicke bilden die Endothek. Die Mikrostruktur besteht aus in Reihe angeordneten, einfachen Minitrabekeln, welche als mediane Linien erscheinen.

Material: 5 Kolonien im Gesteinsverband (MAT 124, HW 193; MAT 217a; HD 247; MAT 38-I).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Hauterive bis Unter-Apt der SW-Ukraine, Unter-Barrême von Turkestan, Barrême des Kaukasus, Barrême bis Unter-Apt der polnischen Karpathen und E-Serbien, Unter-Apt der rumänischen Karpathen, Apt von Griechenland, Unterkreide von Slowenien (resedimentiert in senonischer Brekzie), Alb von N-Spanien.

Gattung *Hydnophora* FISCHER von WALDHEIM, 1807

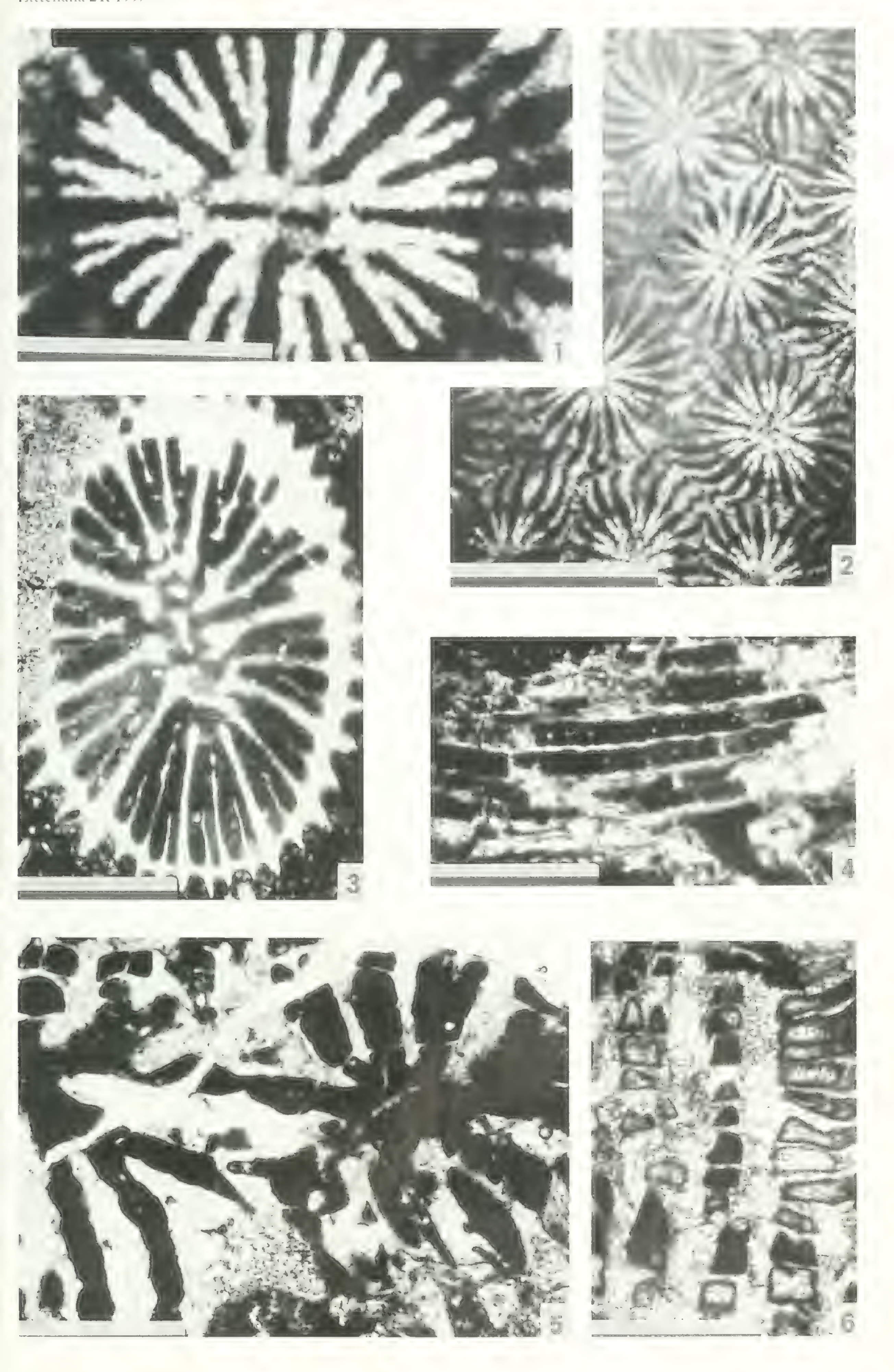
Typusart: *Hydnophora demidovii* FISCHER von WALDHEIM, 1807

Synonyme: *Monticularia* LAMARCK, 1816; *Merulina* DANA, 1846, partim; *Actinhelia* D'ORBIGNY, 1849; *Hydnophoraraea* OPPENHEIM, 1930; weitere Synonyme siehe BEAUVAIS (1982, Bd. I: 88-89).

Eine überarbeitete Diagnose anhand eines Exemplars von *H. demidovii* aus der Kollektion von MILNE-EDWARDS lieferte BEAUVAIS (1982, Bd. I: 86): „Kolonie durch intracalicinale Knospung gebildet, mit Tälern, welche mehr oder weniger deutliche calicinale Zentren freigeben; die Täler werden durch diskontinuierliche, konisch geformte Collines limitiert, die durch die Verknüpfung ... der Septen mehrerer benachbarter Calicen entstehen. Die Septen sind kompakt, ihre distalen Ränder mit sehr ungleichen Zähnen versehen. Die Septenseitenflächen sind mit stark gebogenen, fadenartig angeordneten Granulae ornamentiert ... Eine schwache parietale Columella, durch trabekuläre Verlängerungen der axialen Septenenden entstanden, ist present. Die Endothek besteht aus großen, vesikulären Dissepimenten, welche sich in den interseptalen Kammern befinden und wie subkonische Pseuso-Böden geformt sind. Eine im Bereich der Collines durch Biegung und Verknüpfung der peripheren Septalwände geformte Septothek ist vorhanden."

Tafel 6

Fig. 1: *Placocoenia ndalakashensis* DIETRICH. Vergrößerter Ausschnitt aus Taf. 5, Fig. 1; Brandenberger Gosau (KA3-1); Maßstab: 2 mm.
Fig. 2: *Neocoenia subpolygonalis* HACKEMESSER. Vergrößerter Ausschnitt aus Taf. 5, Fig. 2; Brandenberger Gosau (KA4-5); Maßstab: 5 mm.
Fig. 3: *Placophyllia* cf. *curvata* TURNŠEK. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (48/IX); Maßstab: 2 mm.
Fig. 4: *Placophyllia* cf. *curvata* TURNŠEK. Längsschnitt; Brandenberger Gosau (48/IX); Maßstab: 3 mm.
Fig. 5: *Complexastraea* cf. *seriata* TURNŠEK. Querschnitt leicht oblique; Brandenberger Gosau (36); Maßstab: 3 mm.
Fig. 6: *Complexastraea* cf. *seriata* TURNŠEK. Längsschnitt; Brandenberger Gosau (36); Maßstab: 3 mm.


1
2
3
4
5
6

Hydnophora weist große Ähnlichkeiten mit der Gattung *Eohydnophora* auf. Zu den Unterscheidungsmerkmalen siehe S. 37 und Tab. 12.

Unter dem Gattungsnamen *Hydnophoraraea* faßte Oppenheim (1930) sämtliche Arten der *Hydnophora* zusammen, welche nach seiner Auffassung leicht poröse Septen aufweisen. Er kam zu dem Ergebnis, daß wahrscheinlich alle kretazischen Formen der *Hydnophora* betroffen sein würden und schlug vor, den ursprünglichen Gattungsnamen nur noch für rezente Vertreter zu verwenden. Erneute Untersuchungen anhand des Originalmaterials durch Beauvais (1982) ergaben jedoch, daß zwischen den Exemplaren beider Formen kein Unterschied vorhanden ist. Er vereinigte die beiden Gattungen wieder unter dem Namen *Hydnophora* Fischer von Waldheim.

Hydnophora styriaca (Michelin, 1847)
Taf. 3, Fig. 2

- * 1847 *Monticularia styriana* : Michelin: 295, Taf. 68, Fig. 2.
- 1854 *Hydnophora styriaca* (Michelin) - Reuss: 111.
- 1877 *Hydnophora styriaca* (Michelin) - Fromentel: 468-469, Taf. 120, Fig. 2.
- v 1903 *Hydnophora styriaca* (Michelin) - Felix: 279.
- v 1903 *Hydnophora styriaca multilamellosa* (Michelin) - Felix: 281.
- 1930 *Hydnophoraraea styriaca* (Michelin) - Oppenheim: 224-225, Taf. XIV, Fig. 4, Taf. XVIII, Fig. 1.
- 1932 *Hydnophora* (?) *blancoensis* : Wells: 243, Taf. 35, Fig. 7.
- ? 1954 *Hydnophora styriaca* (Michelin) - Kolosváry: 85, Taf. VI, Fig. 13-16.
- 1976 *Hydnophoraraea styriaca* (Michelin) - Turnšek, in Turnšek & Buser: 55, 78, Taf. 11, Fig. 4-6.
- v 1979 *Hydnophoraraea* cf. *styriaca* (Michelin) - Scholz: 62-65, Text-Fig. 50, 51.
- 1982 *Hydnophora styriaca* (Michelin) - Beauvais, Bd. I: 88 ff., Taf. V, Fig. 6, Taf. VII, Fig. 4, Taf. LXII, Fig. 3, 4 (hier weitere Synonyme).
- v 1996 *Hydnophora styriaca* (Michelin) - Baron-Szabo, in Baron-Szabo & Steuber: 11, Taf. II, Fig. 2, 4.

Dimensionen: Länge eines Collis: (2) 3,5-5 mm
c-c (Collis): 1,5-4 mm
d (Collis): (1,5) 2,2-3,5 mm
s (je Collis): 5-13 (18)

Beschreibung: Die massive, hydnophoroide Kolonie ist mit undeutlichen calicinalen Zentren versehen. Die Knospung ist intratentaculär. Die kompakten und kräftigen Septen erscheinen in 2 Ordnungen. Lateral besitzen sie feine Granulae. Die Septen erster Ordnung sind dick und meist gerade. Ihre axialen Enden können leicht verdickt sein. Septen zweiter Ordnung sind im allgemeinen lediglich etwas dünner und kleiner. Kürzere Collines (bis ca. 4 mm) besitzen häufig nur Septen erster Ordnung. Die Wand ist sehr variabel ausgebildet. Sie kann parathekal, septoparathekal oder auch septothekal entwickelt sein. An wenigen Stellen sind ? columellare Rudimente zu finden. Die Endothek wird aus großen, schrägen, subhorizontalen Dissepimenten gebildet. Die Mikrostruktur ist sehr schlecht erhalten. Selten sind einfache Minitrabekel zu erkennen.

Anmerkung: *H.* (?) *blancoensis* Wells (1932) weist dieselben Dimensionen wie *H. styriaca* (Michelin) auf und wird daher als synonym betrachtet.

Material: 6 Kolonien im Gesteinsverband (BA-2c; GL 253b; UG-2/4; UG-R 45 X; MAT 33-IV; WS 51-K).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Apt von Griechenland, Ober-Apt bis Unter-Alb von Texas, Senon von Frankreich und ? Ungarn, Senonische Brekzie von Slowenien, Santon-Campan der Gosau.

Gattung *Myriophyllia* d'Orbigny, 1849

Typusart: *Meandrina rastellina* Michelin, 1843 (Holotyp ist verschollen)

Anhand eines Topotypen aus der Michelinschen Sammlung beschreibt Beauvais (1964: 151) die Charakteristika dieser Gattung neu (Übersetzung nach Errenst 1991): „Mäandroide Koloniekoralle, massiv, mit gewölbter Oberseite. Die Polypare ordnen sich in langen, gebogenen, offenen oder geschlossenen Serien an, begrenzt durch einfache Hügel, tholiform, wenig herausragend, ohne Ambulacrum. Die Tälchen sind mehr oder weniger oberflächlich, linienhaft, unbegrenzt. Die Polyparzentren sind mehr oder weniger gut erkennbar, markiert von einer styliformen Columella; zwischen ihnen verlaufen Mittel-Septen. Die Radiärelemente sind dicke, confluente Costosepten, fast gerade oder zum Zentrum hin gebogen, untereinander oder mit dem Mittel-Septum verschmelzend; teils sind sie frei, teils an ein Nachbarseptum oder mit der Innenkante an die Columella angewachsen. Ihr distaler Teil ist mit abgerundeten kleinen Zähnen besetzt; die Seitenflächen tragen dicke, im distalen Teil parallel aufgereihte Granulae. Die Endothek besteht aus zahlreichen, feinen Dissepimenten. Die

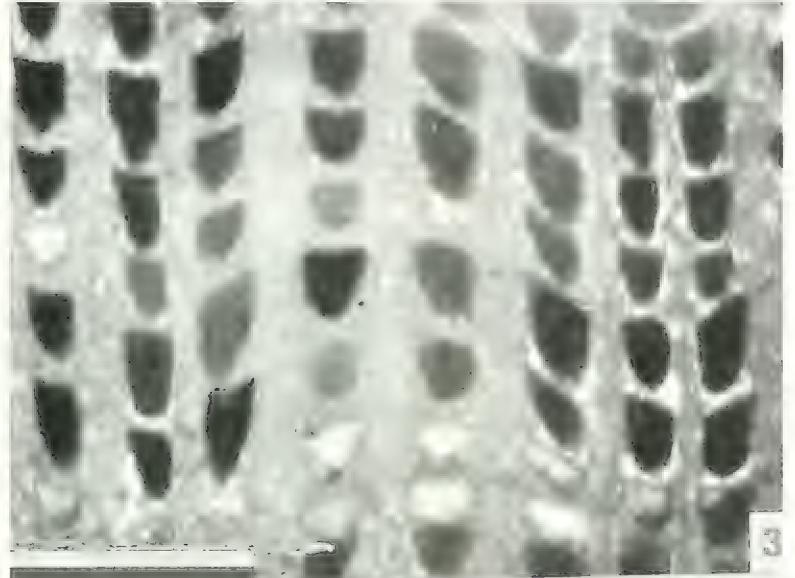
---

Tafel 7

Fig. 1: *Clausastraea plana* (Fromentel). Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (WS 8g); Maßstab: 3mm.
Fig. 2: *Isastraea neocomiensis* Fromentel. Fast gesamte Kolonie im Anschliff; Allgäuer Schrattenkalk (H-KU 784); Maßstab: 2 cm.
Fig. 3: *Clausastraea plana* (Fromentel). Längsschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (WS 8g); Maßstab: 3mm.
Fig. 4: *Isastraea neocomiensis* Fromentel. Längsansicht im Anschliff; Allgäuer Schrattenkalk (H-KU 784); Maßstab: 2 cm.
Fig. 5: *Placosmilia fenestrata* (Felix). Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA-F); Maßstab: 10 mm.


1


2


3


5


4

substyliforme Columella ist frei oder mit dem Mittel-Septum bzw. Innenkanten sonstiger Septen verwachsen. Die mehr oder weniger dicke Wand ist eine septothekale Bildung. Histologische Struktur: die relativ groben Kalzifikationszentren sind längs der Septenachse aufgereiht. Sie sind ziemlich weitständig."

Aufgrund der styliformen Columella wurde die Gattung *Myriophyllia* von den meisten Bearbeitern in die Familie Stylinidae D'ORBIGNY gestellt (u.a. VAUGHAN & WELLS 1943; ALLOITEAU 1952, 1957; GEYER 1955a, 1965; BEAUVAIS 1964; 1981; TURNŠEK 1972). Im Gegensatz dazu hat RONIEWICZ (1976: 69) eine Einstufung in die Familie Faviidae GREGORY vorgenommen. Als Begründung führt sie mikrostrukturelle Merkmale (große Trabekel) und die Septalentwicklung (Dornen und Granulae auf den Septenseitenflächen) sowie die Ausbildung paliformer Loben an.

Myriophyllia propria SIKHARULIDZE, 1979
Taf. 4, Fig. 6

1979 *Myriophyllia propria*: SIKHARULIDZE: 14-16, Taf. I, Fig. 2, Taf. VII, Fig. 1a-b.
1995 *Myriophyllia propria* SIKHARULIDZE - LOSER: 45.

Dimensionen: Serienbreite (mm): 1,5-2,5 (3)
c-c in Serie (mm): 1,5-2,5
s/ mm: 17-23/5

Beschreibung: Die kleine massive Kolonie zeigt in mäandroiden Serien angeordnete Korallite. Eigenständige Polypare treten unregelmäßig verteilt auf. Die schmalen Serien sind unterschiedlich lang, leicht geschwungen und verlaufen parallel zueinander. Die Septen sind kompakt, gleichmäßig entwickelt und besitzen an ihren axialen Enden claviforme Verdickungen. Paliforme Loben können häufig beobachtet werden. Treten sie eng zusammen mit der styliformen Columella auf, kann die Existenz einer papillös-spongiösen Columella vorgetäuscht werden. Die Endothek besteht aus dünnen, tabulaten Dissepimenten. Die Wand ist eine unvollständige, stellenweise jedoch sehr dicke Septothek. Die Mikrostruktur ist sehr schlecht erhalten. An wenigen Stellen geben sich isolierte, einfache, kleine bis mittelgroße Trabekel zu erkennen.

Anmerkung: Die hier beschriebenen Stücke zeigen bezüglich Serienbreite und -abstand große Ähnlichkeit mit der oberjurassischen Form *Myriophyllia minima* ERRENST (1990), sowie auch mit der unterkretazischen Art *Myriophyllia cuyleri* (WELLS, 1932) (= *M. borrachensis* WELLS, 1944)). Diese weisen jedoch deutlich geringere Septenzahlen auf (*M. minima*: 13-16/ 5 mm; *M. cuyleri* = *M. borrachensis*: 7-9/ 5 mm).

Material: 5 kleine Kolonien im Gesteinsverband (BA-3a; BA-7b, BA-7c I, BA-7c II, Ba- 8a).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Apt von Griechenland, Alb von Georgien.

Gattung *Pseudomyriophyllia* MORYCOWA, 1971

Typusart: *Pseudomyriophyllia carpathica* MORYCOWA, 1971

Originaldiagnose aus MORYCOWA (1971: 92-93): „Mäandroide Kolonie. Calicinale Serien im allgemeinen lang; Calicen undeutlich, bisweilen auch fast eigenständig; Costosepten kompakt, ihr distaler Rand ist mit kleinen ungleichen oder auch paliformen Zähnen besetzt. Auf den Septalseitenflächen befinden sich feine Granulae, welche als dünne Fäden angeordnet erscheinen. Columella parietal, diskontinuierlich in der Vertikalansicht; erscheint an der Oberfläche als Höckerchen oder Lamelle; Wand parathekal, selten septothekal; Endothek besteht aus tabulaten und subhorizontalen Dissepimenten. In Wandnähe sind sie oft grobvesikulär."

Pseudomyriophyllia cf. *turnsekae* BARON-SZABO, 1996

v* 1996 *Pseudomyriophyllia turnsekae* : BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 10, Taf. III, Fig. 4-7.

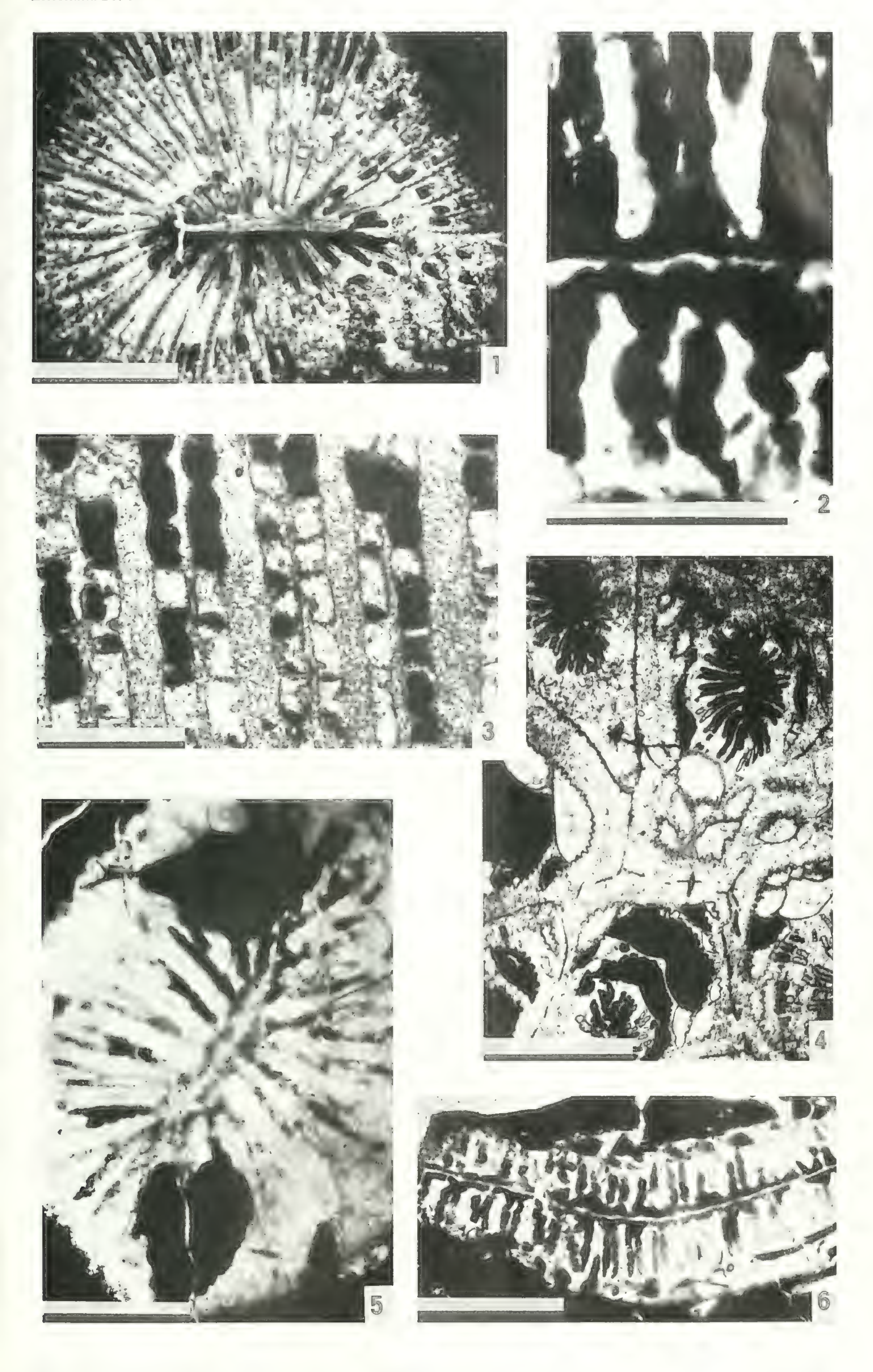
Dimensionen: d (Serie): ca. 2,5-4,5 mm
s/mm: 10/5
diss/mm: 5/5

Beschreibung: Die massiv-mäandroide Kolonie weist undeutliche Polypare auf, welche in langen, meist parallel verlaufenden, calicinalen Serien angeordnet sind. In den peripheren Bereichen der Kolonie sind die Serien kürzer und geschwungener. Eigenständige Korallite treten nur sehr selten auf. Die kompakten Costosepten besitzen lateral feine Granulae und sind in 2 Ordnungen mit beginnender 3. Ordnung entwickelt. Die Endothek besteht aus langen, subtabulaten Dissepimenten. Columellarbildungen konnen nicht beobachtet werden. Die Mikrostruktur ist nicht erhalten.

Anmerkung: Wegen des schlechten Erhaltungszustandes erfolgt die artliche Zuweisung nur unter Vorbehalt.

Tafel 8

Fig. 1 *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT. Querschnitt leicht oblique; Brandenberger Gosau (KA3-10); Maßstab: 6 mm.
Fig. 2 *Placosmilia fenestrata* (FELIX). Stark vergrößerter Ausschnitt aus Taf. 7, Fig. 5; Brandenberger Gosau (KA-F); Maßstab: 2 mm.
Fig. 3 *Placosmilia fenestrata* (FELIX). Längsschnitt; Brandenberger Gosau (KA-F); Maßstab: 1,5 mm.
Fig. 4 *Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE). Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (BA-7b); Maßstab: 6 mm.
Fig. 5 *Peplosmilia depressa* FROMENTEL. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA-Tb); Maßstab: 3 mm.
Fig. 6 *Placosmilia fenestrata* (FELIX). Vergroßerter Ausschnitt aus Taf. 7, Fig. 5; Brandenberger Gosau (KA-F); Maßstab: 7 mm.


1
2
3
4
5
6

Material: 3 freigewitterte Kolonien (OG 226b-I; MER-14; MAT 38-III).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Apt von Griechenland.

Familie Dermosmiliidae KOBY, 1889

Diese für lange Zeit in die Unterordnung Fungiina VERRILL, 1865 gestellte Familie wurde von RONIEWICZ (1976) in die Astraeoina ALLOITEAU, 1952 transferiert (da diesbezüglich hier, abweichend der Klassifikation ALLOITEAUS (1952), der älteren Zuordnung nach VAUGHAN & WELLS (1943) gefolgt wird, ergibt sich eine Reihung dieser Familie in die Faviina VAUGHAN & WELLS). Als Begründung führt sie die Entwicklung dünner Trabekel, deutlich spiniforme Ornamentierung der Septen und einen Mangel an Synaptikeln an, während Vertreter der Fungiina durch robuste Trabekel und Synaptikel charakterisiert seien. Diese Ansicht hat sich bislang nicht völlig durchsetzten können. So beläßt BEAUVAIS (1981) diese Familie weiter in der Unterordnung Fungiina. Auch TURNŠEK (freundl. mündl. Mitt. 1996) teilt letztere Ansicht. Eine Diskussion zu diesem Problem findet sich bei ERRENST (1991). Seither sind keine neueren Untersuchungen zu diesem Aspekt unternommen worden. Da die Entwicklung von feinen, spiniformen Granulae für fungiide Formen sehr untypisch ist, wird hier der systematischen Gliederung RONIEWICZS (1976) (im weiteren Sinne) entsprochen.

Gattung *Dermosmilia* KOBY, 1884

Typusart: *Dermosmilia crassa* KOBY, 1884

Überarbeitete Gattungsdiagnose von BEAUVAIS (1964: 240): „Corallum kolonial, dendroid; Polypare subzylindrisch, dichotom verzweigt; Vermehrung durch einfache, intercalicinale Knospung; Entwicklung von schichtigen Überzügen durch stufenweisen Dickenzuwachs; Holothek synaptikulothekal, kommt durch Abnutzung der Außenseite zum Vorschein; Radiärelemente sind Costosepten mit spärlichen, weitständigen Perforationen; radiärsymmetrisch angeordnet; ihr distaler Rand ist mit feinen, abgerundeten Zähnen besetzt; Septenseitenflächen sind mit großen Granulae, welche parallel zum distalen Rand stehen, ornamentiert; Columella parietal, spongiös; Synaptikel selten; eine reichlich auftretende Endothek füllt den gesamten interseptalen Raum; Wand parathekal."

Dermosmilia cretacica TURNŠEK, 1974
Taf. 4, Fig. 1

* 1974 *Dermosmilia cretacica* : TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 103-104, 118, Taf. 12, Fig. 1-2, Taf. 13, Fig. 1-3.
1980 *Dermosmilia cretacica* TURNŠEK - KUZMICHEVA, in CHERNOV, et al.: 103-104, Taf. XXXVIII, Fig. 2.
1988 *Dermosmilia cretacica* TURNŠEK - KUZMICHEVA, in ALIEV et al.: 173-174, Taf. VII, Fig. 3.
v 1996 *Dermosmilia cretacica* TURNŠEK - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 17, Taf. VIII, Fig. 2, 3.

Dimensionen: d: 4,5-8 mm
c-c: (6) 7-12 mm
s: (44) 48-80, in späten Knospungsstadien kann die Anzahl höher sein.

Beschreibung: Die wenige cm große, phaceloid-dendroide Kolonie zeigt runde bis unregelmäßig ovale, kurze Korallite. Die Costosepten sind dünn, mit weitständigen Perforationen und in 4-5 Zyklen in 6er Systemen entwickelt. Lateral besitzen sie z.T. stark gerundete Granulae. Die Septen der ersten drei Zyklen reichen weit in den Axialraum, wo sich ihre trabekulären Verlängerungen mit der spongiös-papillösen Columella verbinden können. Jüngere Septen erreichen meist nur die halbe Länge der älteren. Im Querschnitt sind um die Kelche oft mehrere schichtige Überzüge zu beobachten. Die Wand ist parathekal. Wenige Synaptikel sind vorhanden. Die Endothek besteht aus dünnen, vesikulären Dissepimenten. Die Mikrostruktur wird aus einfachen Minitrabekeln gebildet.

Material: 4 Kolonien im Gesteinsverband (SEA 65 a_2; SEA 65 a_4; HW 193 (4); OG 296).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Barrême von Aserbeidschan und des Kaukasus, Barrême-Apt von Slowenien und der SW-Ukraine, Apt von Griechenland.

Dermosmilia sp.

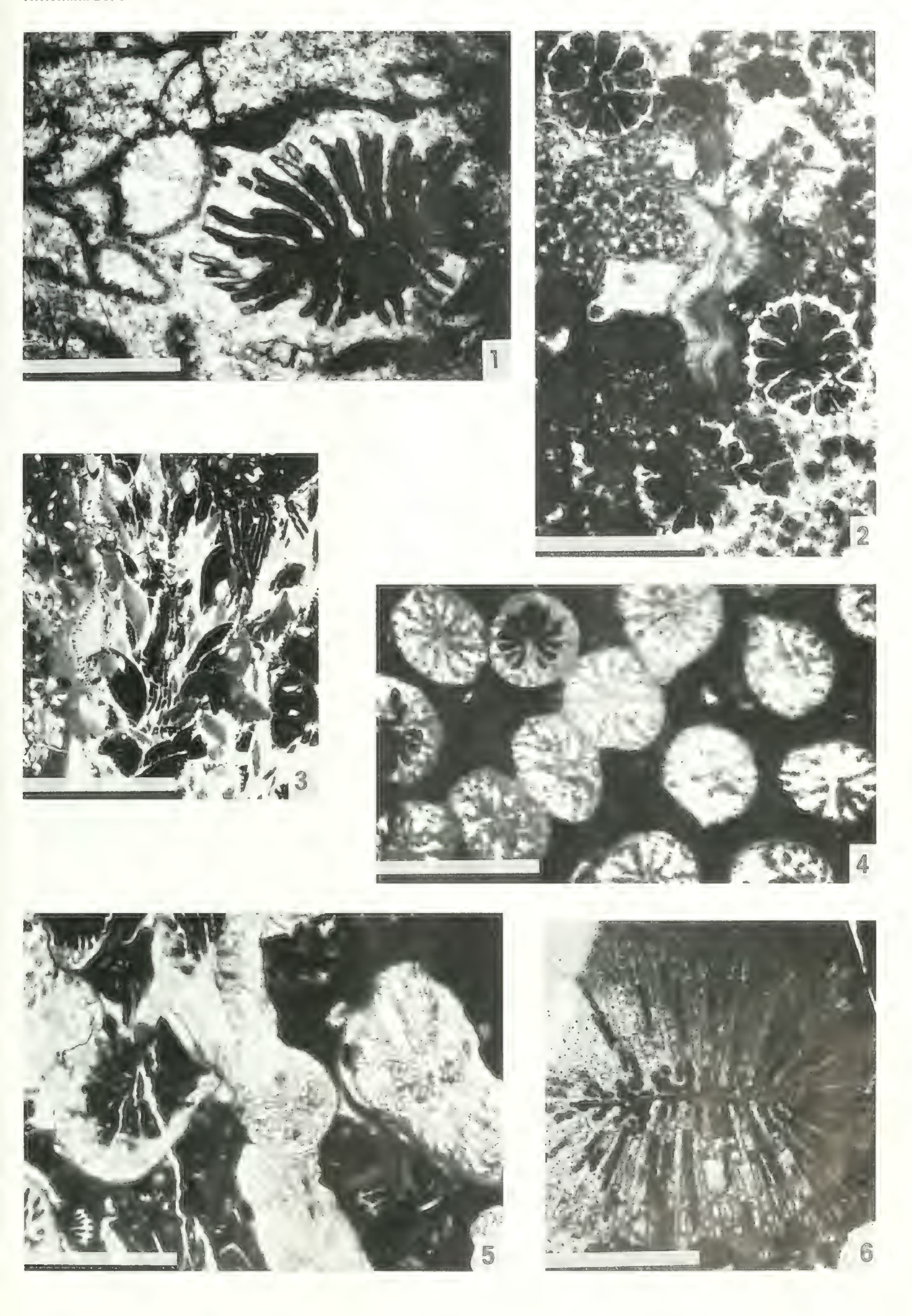
In einigen Proben des Schrattenkalks finden sich Fragmente dieser Gattung, welche aufgrund des schlechten Erhaltungszustands artlich nicht zugeordnet werden können.

Material: (MR 48; BA-6d).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Tafel 9

Fig. 1: *Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE). Vergrößerter Ausschnitt aus Taf. 8, Fig. 4; Allgäuer Schrattenkalk (BA-7b); Maßstab: 3 mm.
Fig. 2: *Nefocoenia edelbachensis* OPPENHEIM. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (35/XIII); Maßstab: 3 mm.
Fig. 3: *Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE). Längsschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (BA-7b); Maßstab: 6 mm.
Fig. 4: *Cladophyllia* cf. *rollieri* (KOBY). Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (OG 296-78b); Maßstab: 3 mm.
Fig. 5: *Pleurophyllia* sp. 2. Polypare im leicht bis stark obliquen Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (ME 286a-I); Maßstab: 6 mm.
Fig. 6: *Aulosmilia cuneiformis* (MILNE-EDWARDS & HAIME). Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (B7-1); Maßstab: 6 mm.


1
2
3
4
5
6

Familie Placocoeniidae ALLOITEAU, 1952

Gattung *Columnocoenia* ALLOITEAU, 1952

Typusart: *Columnocoenia lamberti* ALLOITEAU, 1957

Synonyme: *Columnocaeniopsis* REIG ORIOL, 1989.

Gattungsdiagnose nach ALLOITEAU (1957): Massive, plocoide Kolonie; Polypen lang und subcylindrisch oder subelliptisch; Septen sind costat, exsert, kompakt, nonconfluent und in radiärer bis bilateraler Symmetrie; ihre Oberfläche ist gezähnelt; lateral sind die Septen mit Granulae besetzt; als axiale Verlängerungen der ersten beiden Septenzyklen finden sich kräftig entwickelte Pali; Columella lamellar, kann mit zwei gegenüberliegenden Septen verbunden sein; Synaptikel vorhanden; Wand sowohl septothekal als auch synaptikulothekal.

Mikrostrukturelle Untersuchungen von MORYCOWA (1964, 1971) ergaben, daß die Ausbildung von divergenten Trabekeln zur Bildung der Granulae führt. Diese spezielle Trabekelentwicklung stellt zugleich ein wichtiges Charakteristikum der Gattung dar. (Gegenüberstellung mit einigen ähnlichen Gattungen siehe Tab. 14).

	Charakteristika	Charakteristika von *Neocoenia* HACKEMESSER
Phyllocoenia MILNE-EDWARDS & HAIME	schwache oder rudimentäre Columella, kräftige Endothek, Pali ?	variable, meist deutlich entwickelte Columella, unregelmäßige bis rudimentäre Endothek, Pali vorhanden
Leptastraea MILNE-EDWARDS & HAIME	papillös-spongiöse Columella, Pali zahlreich	variable Columella, Pali vorhanden
Ulastraea MILNE-EDWARDS & HAIME	keine Columella, Pali zahlreich	variable, deutliche Columella, Pali vorhanden
Columnocoenia ALLOITEAU	lamellare Columella, Pali vor S_1 und S_2, kräftige Endothek	Columella variabel, oft netzartig-papillös, Pali vor S_1 und ? S_2, unregelmäßig entwickelte bis rudimentäre Endothek
Neocoeniopsis ALLOITEAU	Synaptikel vorhanden, Wand parasynaptikulothekal (selten septothekal)	keine Synaptikel, Wand parathekal (selten septoparathekal)

Tab. 14: Gegenüberstellung von *Neocoenia* HACKEMESSER mit Gattungen, zu denen größte Ähnlichkeiten bestehen.

Columnocoenia cf. *ksiazkiewiczi ksiazkiewiczi* MORYCOWA, 1971

Taf. 4, Fig. 3

v 1964 *Columnocoenia ksiazkiewiczi* : MORYCOWA: 67, Taf.17, Fig. 1-4a, b, Taf.18, Fig.1a-c, Text-Fig.16.

v* 1971 *Columnocoenia ksiazkiewiczi ksiazkiewiczi* : MORYCOWA: 95-96, Taf. XXIV, Fig.1, Text-Fig. 30a,b.

1975 *Columnocoenia ksiazkiewiczi* MORYCOWA - MORYCOWA: 225, Taf. 4, Fig. 5.

1977 *Columnocoenia ksiazkiewiczi ksiazkiewiczi* MORYCOWA, - KHALILOV et al. S. 89, 90.

1980 *Columnocoenia ksiazkiewiczi* MORYCOWA - KUZMICHEVA, in CHERNOV et al.: 97-98, Taf. XXXVI, Fig. 2.

1988 *Columnocoenia ksiazkiewiczi* MORYCOWA - KUZMICHEVA, in ALIEV et al.: 162-163.

1989 *Columastraea striata* (GOLDFUSS) - LOSER: 116, Taf. 25, Fig. 1, Text-Fig. 22.

v 1991 *Columnocoenia ksiazkiewiczi* MORYCOWA - PRINZ, S 196, Taf. 8, Fig. 7-8.

1991 *Columnocoenia ksiazkiewiczi* MORYCOWA - SCOTT & GONZALES-LEÓN: 62, Fig. 6F.

v 1993 *Columnocoenia ksiazkiewiczi* MORYCOWA - BARON-SZABO: 158, Taf. 3, Fig. 1a-c.

1994 *Columnocoenia ksiazkiewiczi ksiazkiewiczi* MORYCOWA - LOSER: 20, Taf. 5, Fig. 5, 6, Taf. 10, Fig. 1-3, Taf. 12, Fig. 3, Text-Fig. 10, 11.

non 1995 *Columnocoenia* cf. *ksiazkiewiczi* MORYCOWA - GAMEIL, in ABDELGAWAD & GAMEIL: 15, Taf. 12, Fig. 11-12.

1995 *Columnocoenia* cf. *ksiazkiewiczi* subsp. MORYCOWA - LOSER: 45.

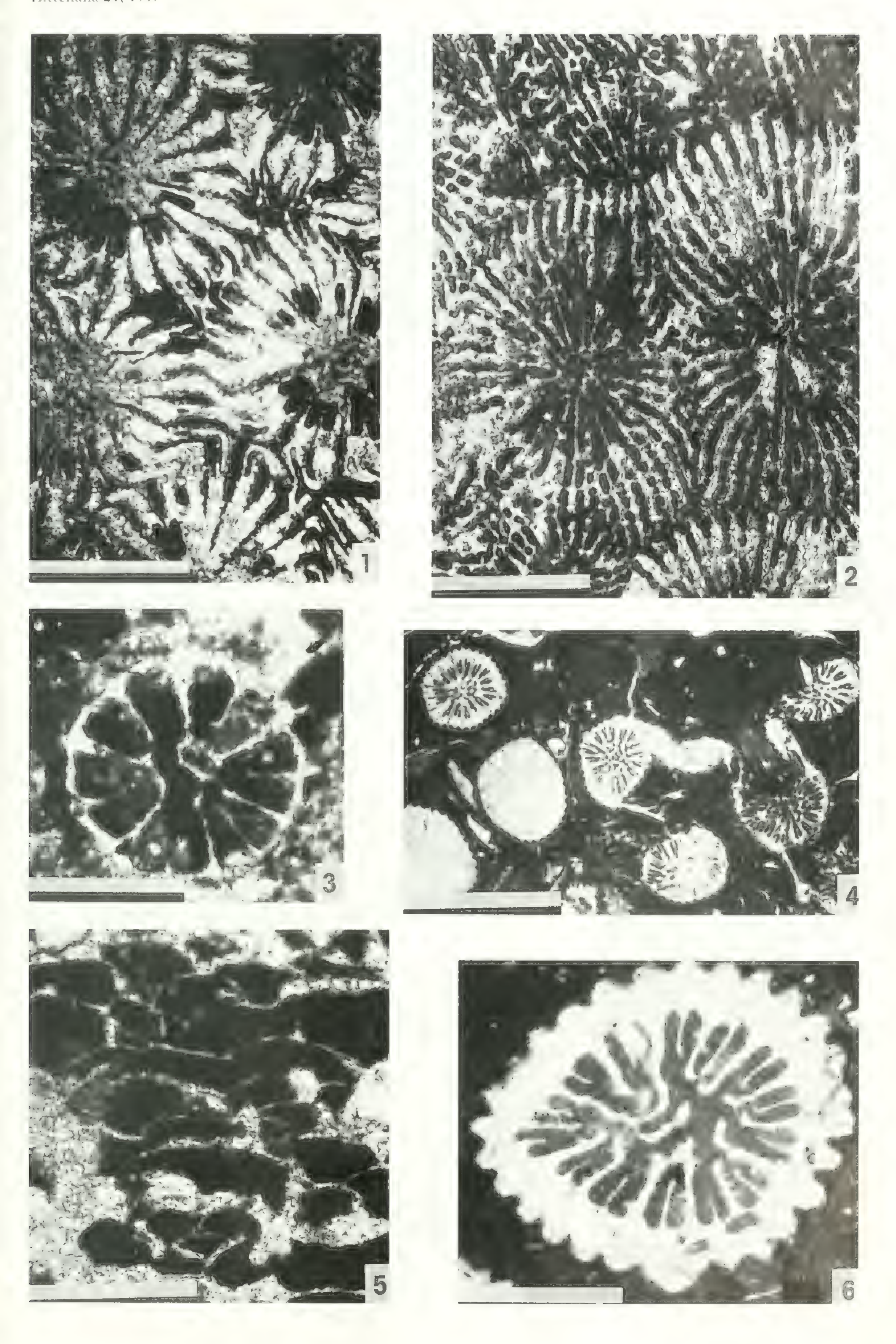
v 1995 *Columnocoenia ksiazkiewiczi* MORYCOWA - FERNANDEZ-MENDIOLA & BARON-SZABO: 34.

v 1996 *Columnocoenia ksiazkiewiczi ksiazkiewiczi* MORYCOWA - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 10, Taf. IV, Fig. 5, 6.

Dimensionen: d (adult): 3-4,5 mm
d (juvenil): 1-2 mm
c-c: 4-6,5 mm
s (adult): bis ca. 26
s (juvenil): bis 20

Tafel 10

Fig. 1: *Diploastraea harrisi* WELLS. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA-Q); Maßstab: 3 mm.
Fig. 2: *Neocoeniopsis corollaris* (REUSS). Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (L-3); Maßstab: 4 mm.
Fig. 3: *Nefocoenia edelbachensis* OPPENHEIM. Vergrößerter Ausschnitt aus Taf. 9, Fig. 2; Brandenberger Gosau (35/XIII); Maßstab: 1 mm.
Fig. 4: *Pleurocora* cf. *alternans* MILNE-EDWARDS & HAIME. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (B3/15); Maßstab: 6 mm.
Fig. 5: *Nefocoenia edelbachensis* OPPENHEIM. Längsschnitt; Brandenberger Gosau (35/XIII); Maßstab: 1 mm.
Fig. 6: *Pleurocora* cf. *alternans* MILNE-EDWARDS & HAIME. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA1-3); Maßstab: 1,5 mm.


1
2
3
4
5
6

Beschreibung: Die massive, plocoide Kolonie besitzt stets lange, rundliche Korallite. Die Costosepten sind überwiegend in 3 kompletten Zyklen in 6er Systemen entwickelt. Die Septen des ersten Zyklus sind deutlich länger und kräftiger als Septen jüngerer Zyklen. Der Axialbereich vieler Korallite ist weggelöst, aber dort, wo er erhalten ist, können eine kurze lamellare Columella sowie Pali vor S_1 und S_2 beobachtet werden. Die Endothek besteht aus tabulaten Dissepimenten. Die Wand ist sowohl septo- als auch synaptikulothekal. Die Mikrostruktur ist kaum erhalten. Sehr selten sind divergente Trabekel zu erkennen.

Anmerkung: Der ungenügende Erhaltungszustand läßt eine vorbehaltlose artliche Bestimmung nicht zu.

Die von GAMEIL (1995) als *Columnocoenia* cf. *ksiazkiewiczi* MORYCOWA beschriebenen Exemplare besitzen eine styliforme oder reduzierte Columella, keine Pali sowie eine schwach entwickelte Endothek. Diese Merkmale widersprechen jedoch der Gattungsdiagnose von *Columnocoenia* ALLOITEAU, wonach wichtige gattungsspezifische Kriterien im Auftreten einer kurzen, lamellaren Columella, Pali vor S_1 und S_2 und der Entwicklung einer kräftigen, aus langen Dissepimenten gebildeten Endothek bestehen. Daher kann dieser generischen Zuordnung nicht gefolgt werden.

Material: 2 freigewitterte Kolonien (GL-253b; H-KU 793).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Apt von Griechenland, Apt bis Alb von N-Spanien, Barrême von Turkestan, Aserbeidschan und des Kaukasus, Hauterive bis Barrême von Chile, Barrême bis Apt von Polen und der SW-Ukraine, Alb von Mexiko, Cenoman von Deutschland.

Gattung *Placocoenia* D'ORBIGNY, 1849

Typusart: *Astraea macrophthalma* GOLDFUSS, 1826

Originaldiagnose des nur im Abdruck erhaltenen Holotypen aus GOLDFUSS (1826: 66): „... Die Ausfüllungen der Sternvertiefungen stehen wie runde, abgebrochene Säulchen in geordneten Reihen hervor, haben eine ansehnliche Größe, und sind ziemlich weit von einander entfernt. Der Mittelpunkt ist durch eine schmale Querspalte bezeichnet, und die Lamellen sind abwechselnd größer und kleiner. Der Abdruck beweiset, dass die Sternlamellen des Originals gekerbt waren, und sich über die etwas erhabenen Sternränder und die flachvertieften Zwischenräume als Strahlen fortsetzen, die mit denen der benachbarten Sterne in stumpfen Winkeln zusammenfließen."

BEAUVAIS (1982) erweiterte die Gattungsdiagnose: „... Kolonie plocoid; Knospung intercalicinal; Polypen subzylindrisch, durch costate Perithek verbunden; Costosepten sind kompakt und sowohl in radiärer als auch bilateraler Symmetrie angeordnet; sie besitzen mit Zähnen besetzte Seitenflächen und Oberrand; lamellare Columella wie Verlängerung zweier gegenüberliegender Septen plaziert ..." Untersuchungen weiterer Exemplare dieser Art, welche aus der Oberkreide von Frankreich (Charentes und der Dordogne) stammen, ließen weitere Aussagen bezüglich der Perithekal- und Wandstruktur zu: „... Perithek besteht aus gut entwickelten Costosepten sowie aus dünnen und subhorizontalen Dissepimenten. Wand ist septothekal."

Aufgrund der kräftig entwickelten Perithek, der meist ovalen aber doch variablen Korallitform sowie der Ausbildung einer lamellaren Columella kann *Placocoenia* unter Umständen mit *Agathelia* REUSS verwechselt werden.

Placocoenia major FELIX, 1903
Taf. 4, Fig. 2, 4; Taf. 5, Fig. 5

v* 1903 *Placocoenia major* : FELIX: 298-299, Taf. XX, Fig. 1, Text-Fig. 50.
1930 *Heliastraea corollaris* (REUSS) - OPPENHEIM: 318, Taf. XLVIII, Fig. 13.
1930 *Placocoenia major* FELIX - OPPENHEIM: 407, Taf. XXXVII, Fig. 8, 8a.
1982 *Placocoenia major* FELIX - BEAUVAIS, Bd. I: 111-112, Taf. VII, Fig. 5, Taf. VIII, Fig. 2, 3.
v 1996 *Placocoenia major* FELIX - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 11, Taf. II, Fig. 3.

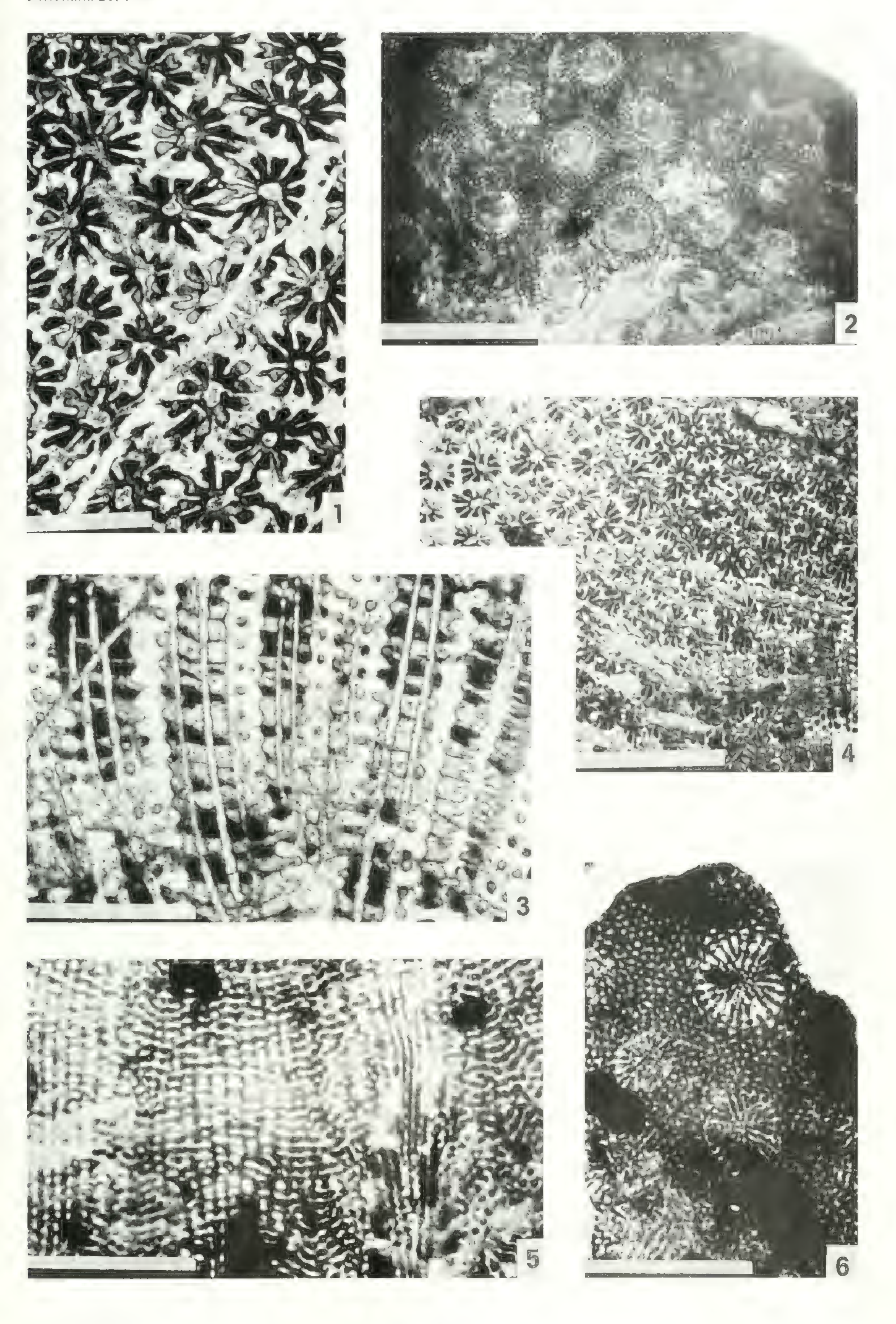
Dimensionen: d: 3,5-6 (6,5) mm
s: (20) 24-32
c-c: 3,5-6,5 mm

Beschreibung: Die massive, plocoide Kolonie ist mit Polyparen besetzt, welche einen ovalen bis polygonalen, selten runden Querschnitt aufweisen. Die Vermehrung ist intercalicinal. Die Costosepten sind kompakt, lateral z.T. sehr dentat, meist in radiärer, selten in bilateraler Anordnung. Sie sind in 3 Zyklen mit beginnendem 4. Zyklus entwickelt. Ihre axialen Enden können claviform verdickt sein. Costae der kräftig entwickelten Perithek treffen nur selten

---

Tafel 11

Fig. 1: *Paretallonia bendukidzeae* SIKHARULIDZE. Querschnitt leicht oblique. Vergrößerter Ausschnitt aus Fig. 4; Allgäuer Schrattenkalk (MAT 217a); Maßstab: 2 mm.
Fig. 2: *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (B4/13); Maßstab: 6 mm.
Fig. 3: *Paretallonia bendukidzeae* SIKHARULIDZE. Längsschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (MAT 217a); Maßstab: 2 mm.
Fig. 4: *Paretallonia bendukidzeae* SIKHARULIDZE. Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (MAT 217a); Maßstab: 6 mm.
Fig. 5: *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY. Längsschnitt; Brandenberger Gosau (B4/13); Maßstab: 1,5 mm.
Fig. 6: *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (36/V); Maßstab: 4 mm.


1
2
4
3
5
6

winkelig auf die der benachbarten Korallite. Die 6 Septen des ersten Zyklus sind am kräftigsten entwickelt, die des zweiten können gleichstark oder etwas schwächer ausgebildet sein. Jüngere Septen sind immer dünner und kürzer. Die lamellare Columella ist nicht immer erhalten. Teilweise erscheint sie lediglich als punktförmiges, schwaches Relikt. Die Endothek besteht aus unregelmäßig auftretenden, z.T. sehr dünnen tabulaten bis subhorizontalen Dissepimenten. Die Wand ist septothekal, oft schlecht erhalten. Pali kommen sehr selten vor. Die Mikrostruktur besteht aus runden Trabekeln, welche isoliert oder zu medianen Linien angeordnet auftreten können.

Material: 4 herausgewitterte Kolonien (KA1-7, KA4-4, KA-P, B9).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: weitere Lokalitäten des Gosaubeckens (Nefgraben, Zimmergraben, Pass Gschütt), Gosau-Fm. (Seeleiten, Mühlbach), Unter-Coniac von Frankreich (Corbières), Apt von Griechenland.

Placocoenia ndalakashensis DIETRICH, 1926
Taf. 5, Fig 1; Taf. 6, Fig. 1

* 1926 *Placocoenia ndalakashensis* : DIETRICH: 69, Taf. V, Fig. 6.
1930 *Nefocoenia decussata* : OPPENHEIM: 421, Taf. XXXIX, Fig. 2.
1982 *Placocoenia decussata* (OPPENHEIM) - BEAUVAIS, Bd. I: 110.

Dimensionen: d (gesamt): (4,5) 5,5-7 mm
s: 28-35
c-c: (4,5) 5,5-8 mm

Beschreibung: Die bis 10 cm große, massive, plocoide Kolonie besitzt leicht erhabene Polypare. Der Korallitquerschnitt ist meist deutlich oval, seltener rundlich. Die Septen sind kompakt, dentat und bilateralsymmetrisch angeordnet. Die der ersten beiden Zyklen sind kräftig entwikkelt; jüngere erscheinen deutlich dünner und kürzer. Zwei gegenüberliegende Septen können durch trabekuläre Verlängerungen mit der lamellaren Columella in Verbindung stehen. Die Endothek ist unregelmäßig aus dünnen Dissepimenten aufgebaut. Die Wand ist septothekal. Pali ? sind vorhanden. Die Mikrostruktur besteht aus isolierten, runden Trabekeln.

Material: 2 kleine herausgewitterte Kolonien (KA3-1, KA-L).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: weitere Gosau-Lokalitäten (Brunstloch), Unter-Coniac von Frankreich, Apt von Tansania.

(?) *Placocoenia turonensis* (FROMENTEL, 1884)

* 1884 *Confusastraea turonensis* : FROMENTEL: Taf. 152, Fig. 4, Taf. 191, Fig. 1, 1a.
1914 *Confusastraea turonensis* FROMENTEL - FELIX: 169.
1982 *Placocoenia turonensis* (FROMENTEL) - BEAUVAIS, Bd. I: 112, Taf. VIII, Fig. 5.

Dimensionen: d: (4) 6-8 mm
c-c: 5,5-9 (11) mm
s: 28-40

Beschreibung: Die massive, plocoide Kolonie zeigt meist polygonale Korallitquerschnitte. Die Ausbildung des Septalapparates sowie die Wandentwicklungen sind denen der *P. decussata* sehr ähnlich. Eine lamellare Columella ist selten erhalten.

Anmerkung: Aufgrund des unzureichenden Erhaltungszustandes sowie z.T. schräger Schnittlage ist eine zweifelsfreie Zuordnung nicht möglich. Die Dimensionen entsprechen denen der *P. turonensis*.

Material: 2 herausgewitterte Kolonien (KA3-3, KA3-6).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: weitere Gosau-Lokalitäten (Nefgraben), Turon von Frankreich.

Familie Heliastraeidae ALLOITEAU, 1952

Gattung *Neocoenia* HACKEMESSER, 1936

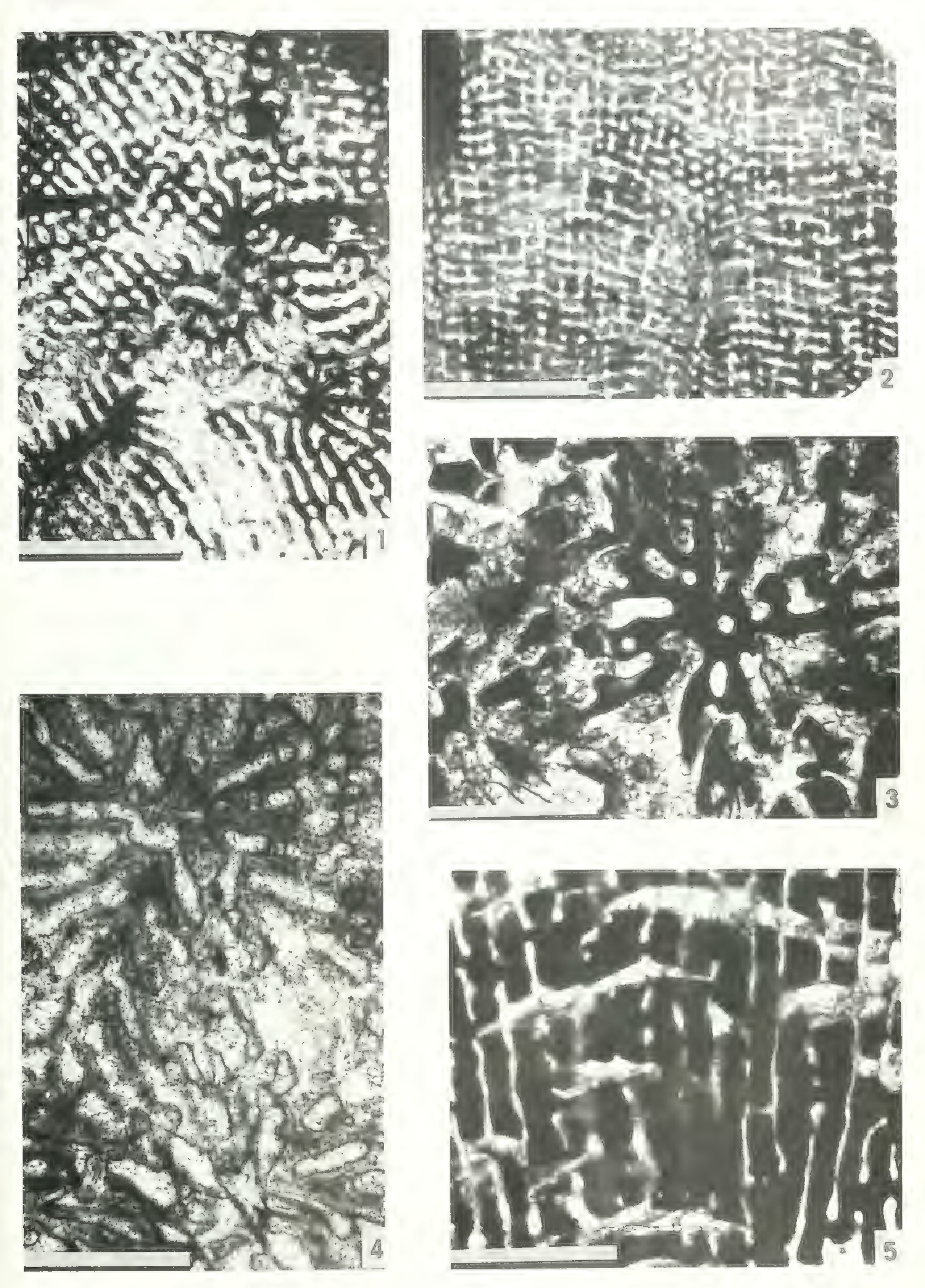
Typusart: *Neocoenia renzi* HACKEMESSER, 1936

Gattungsdiagnose aus HACKEMESSER (1936: 23-24): „Kleine, unregelmäßige, knollige Stöcke, die mit ziemlich kleiner Basis aufgewachsen waren und eine stark gewölbte Oberfläche besitzen. Die kleinen, meist rundlichen, länglichen oder subpolygonalen Kelche sind durch verschiedene breite, horizontale oder leicht konkave Zwischenräume getrennt, oder sie berühren sich mit ihren Wänden. Die Theka ist sehr dünn und meist als scharfer, mit feinen Höckern besetzter Rand sehr wenig erhaben. Diese Mauern benachbarter Kel-

---

Tafel 12

Fig. 1: *Actinaraea tenuis* MORYCOWA. Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (ME-158); Maßstab: 3 mm.
Fig. 2: *Actinaraea tenuis* MORYCOWA. Längsschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (ME-158); Maßstab: 3 mm.
Fig. 3: *Kobyastraea lithodes* (OPPENHEIM). Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (48/XIII); Maßstab: 3 mm.
Fig. 4 *Kobyastraea lithodes* (OPPENHEIM). Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (48/II); Maßstab: 3 mm.
Fig. 5 *Kobyastraea lithodes* (OPPENHEIM). Längsschnitt; Brandenberger Gosau (48/XIII); Maßstab: 3 mm.


1
2
3
4
5

che sind, soweit sie sich nicht direkt berühren, durch winkelig aufeinanderstoßende Costae verbunden. Rippen und Oberrand der Septen erscheinen ziemlich kompakt. Die Septen fallen von der Theka steil ins Kelchinnere ab und spitzen sich nach dem Zentrum hin zu. Ihre Septalflächen sind im allgemeinen sehr reichlich mit feinsten Zähnchen und Spitzen verziert. Die Septen sind abwechselnd verschieden dick und lang entwickelt. Die Hauptsepten (2 Zyklen) sind an ihren freien Enden manchmal verdickt, meistens verschmelzen sie jedoch zu einer netzförmigen, sehr lockeren Columella. Das Säulchen ist entweder in seiner netzförmigen Struktur erhalten oder nur in Form unregelmäßiger Körnchen am Grunde der Kelche festzustellen. Bei ganz besonderer Verwitterung kann die Columella unregelmäßig blattförmig erscheinen. Die Vermehrung der Polyparien ... ist ... intercalicinal. Stellenweise beobachtet man auch Spaltung der Kelche (nicht Teilung, da niemals verzerrte Kelche auftreten)."

Neocoenia lepida (Reuss, 1854)
Taf. 5, Fig. 3, 4

* 1854 *Astraea lepida* : Reuss: 114, Taf. XII, Fig. 1, 2.
v 1903 *Phyllocoenia lepida* (Reuss) - Felix: 293.
1913 *Phyllocoenia* cf. *lepida* (Reuss) - Felix: 100-101.
1914 *Phyllocoenia lepida* (Reuss) - Felix, pars 7: 157.
1936 *Phyllocoenia lepida* (Reuss) - Hackemesser: 19.
1939 *Orbicella lepida* (Reuss) - Milovanovic: 114.
1954 *Phyllocoenia* cf. *lepida* (Reuss) - Kolosvary: 76-77, Taf. 4, Fig. 4.
1957 *Phyllocoenia lepida* (Reuss) - Suraru: 292.
1978 *Neocoenia lepida* (Reuss) - Turnšek in Turnšek & Polšak: 153-154, 172-173, Taf. 10, Fig. 1-3.

Dimensionen: d: (2,5) 3-4 mm
c-c: 4-6,5 mm
s: (22) 24-30

Beschreibung: Die massive, plocoide Kolonie besitzt lange, meist etwas erhabene Polypare. Die Korallite weisen einen rundlichen bis polygonalen Querschnitt auf. Die Knospung ist extracalicinal. Die Costosepten sind kompakt, nonconfluent, vorwiegend in 3 kompletten Zyklen entwickelt und lateral mit zahlreichen Granulae besetzt. Die der ersten beiden Zyklen sind oft gleichstark ausgebildet. Ihre axialen Enden können sich mit der Columella verbinden oder claviform verdickt sein. Stellenweise können kurze und dünne Septen eines beginnenden 4. Zyklus beobachtet werden. Peripher gehen die Septen als Costae in die Perithek. Teilweise ist ein winkliges Aufeinandertreffen von Costae benachbarter Korallite festzustellen. Die Columella kann sehr vielseitig ausgebildet sein. Oft ist sie spongiös-papillös, aber auch schwach lamellar oder trabekulär. Pali sind selten und unregelmäßig vorhanden. Eine unvollständig entwickelte Endothek besteht aus dünnen tabulaten bis leicht gebogenen Dissepimenten. Sie kann sehr stark reduziert sein. Die Wand ist parathekal, stellenweise septothekal. Die Mikrostruktur besteht aus einfachen Trabekeln, die axiale Linien bilden.

Anmerkung: *Neocoenia* Hackemesser weist Ähnlichkeiten mit einer Reihe von anderen Gattungen auf (Tab. 14). Von den Gattungen *Phyllocoenia*, *Leptastraea* und *Ulastraea* Milne-Edwards & Haime unterscheidet sie sich durch das Auftreten einer netzartig-papillösen Columella, einer rudimentären Endothek und einer eng entwickelten Perithek. Die Ausbildung des inneren Septalapparates mit Pali sowie die Entwicklung von langen Koralliten ist der der *Columnocoenia* Alloiteau vergleichbar. Unterscheidungsmerkmale stellen die kräftige Perithek sowie eine schwach bis unregelmäßige Endothek von *Neocoenia* dar. Mit der von Alloiteau (1957: 128) aufgestellten Gattung *Neocoeniopsis* weist sie die größten Gemeinsamkeiten auf. Die wichtigsten Unterscheidungskriterien sind das Fehlen von Synaptikeln bei *Neocoenia* sowie die unterschiedliche Wandbeschaffenheit (siehe Tab. 14).

Material: 4 herausgewitterte Kolonien (KA2-1, KA-R, B4/6; 38/II-3) und 1 Kolonie im Gesteinsverband (KA2-4a).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Cenoman-Turon von Frankreich, Cenoman von Griechenland und Libanon, Santon-Campan von Ungarn, Rumänien und weitere Gosau-Lokalitäten, Campan von Serbien.

Neocoenia subpolygonalis Hackemesser, 1936
Taf. 5, Fig. 2 ; Taf. 6, Fig. 2

* 1936 *Neocoenia subpolygonalis* : Hackemesser: 25.

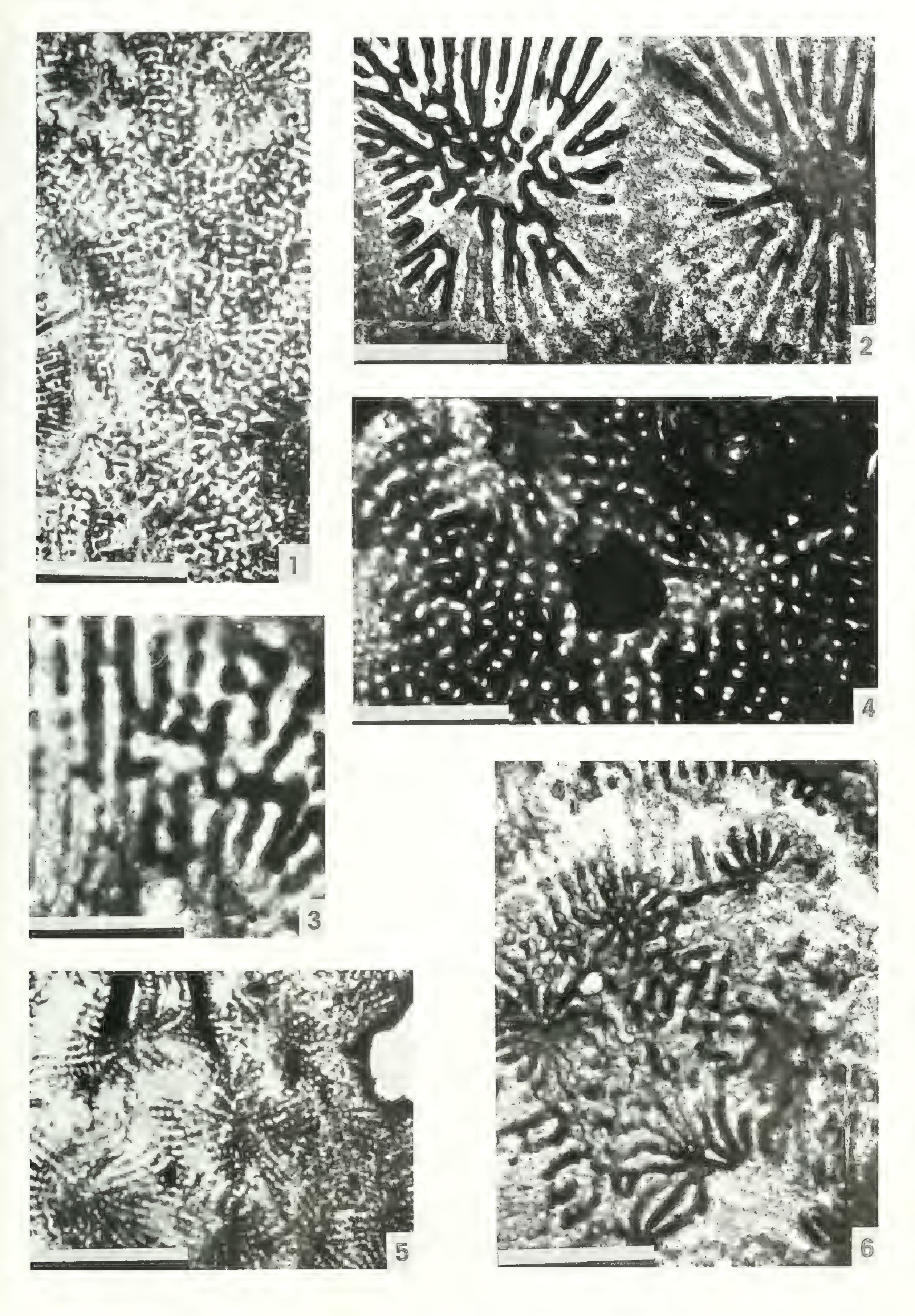
Dimensionen: d: 4-6 mm
c-c: (3,5-) 4-6 mm
s: 24 (-26)

Beschreibung: Die plocoide Kolonie zeigt runde bis polygonale Koralliten. Die Kelchränder können z. T. deutlich erhaben sein. Die Septen sind nonconfluent (-subconfluent), granular, costat und unterschiedlich dick. Im allgemeinen geben sich genau 3 komplette Septenzyklen zu erkennen. Die des ersten Zyklus erreichen häufig die

---

Tafel 13

Fig. 1: *Thamnaraea cladophora* Felix. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (B1/17); Maßstab: 6 mm.
Fig. 2: *Latiastraea kaufmanni* (Koby). Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (BA-8b-I); Maßstab: 3 mm.
Fig. 3: *Thamnasteria favrei* Koby. Längsschnitt; Brandenberger Gosau (35/XVI-1); Maßstab: 1 mm.
Fig. 4: *Microsolena kobyi* Prever. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (35/VI); Maßstab: 3 mm.
Fig. 5: *Microsolena distefanoi* (Prever). Querschnitt leicht oblique; Brandenberger Gosau (B1/5); Maßstab: 7 mm.
Fig. 6: *Thamnasteria favrei* Koby. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (35/XVI-1); Maßstab: 3 mm.


1
2
3
4
5
6

Axialregion. Trabekuläre Verlängerungen der Septen können sich mit der oft spongiös-papillösen Columella verbinden. Die Wand ist para- bis septoparathekal. Wenige dünne tabulate Dissepimente bilden die Endothek. Als mikrostrukturelle Bildungen können einfache Trabekel beobachtet werden.

Material: 2 herausgewitterte Kolonien (KA4-5; 38/II-1).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Cenoman von Mittelgriechenland.

Familie Montlivaltiidae DIETRICH, 1926

Gattung *Complexastraea* D'ORBIGNY, 1850

Typusart: *Complexastraea subburgundiae* D'ORBIGNY, 1850

Eine erweiterte Diagnose liefert MORSCH (1994): „Corallum plocoid bis subcerioid; Septocostae kompakt, nonconfluent (manchmal subconfluent) und bestehen aus dicken Trabekeln; besitzen wahrscheinlich triangulare Zähne auf dem Oberrand; laterale Flächen mit wenigen, sich gegenüberliegende Carinae besetzt; vesikuloide Endothek; Knospung intracalicinal, z.T. auch extracalicinal."

Aufgrund der unvollständigen Originaldiagnose sowie fehlender Abbildungen war diese Gattung lange Zeit umstritten. Zahlreiche *Complexastraea*-Arten wurden zu *Confusastraea* D'ORBIGNY gestellt (KOBY 1881-1889). Auf der Basis von *Complexastraea lobata* GEYER, 1965 richtete MORYCOWA (1974: 468) die Gattung *Complexastraeopsis* ein. Als Unterscheidungsmerkmale führt sie Korallite in mäandroiden Serien sowie die *Clausastraea*-artigen Endothekalstrukturen an. ELIÁŠOVÁ (1976: 174; 1990: 120) akzeptierte diese neue Gattung. Da die Variationsbreite der genannten Merkmale selbst innerhalb eines Stockes sehr hoch ist (vgl. auch GEYER 1965: 237), wird die ursprüngliche Zuordnung beibehalten.

Auf ein nomenklatorisches Problem machte bereits TURNŠEK (1972: 237), wie später auch ausführlich MORSCH (1994), aufmerksam. Dabei handelt es sich um die Frage der Typusart von *Complexastraea*. Auf der Basis von *Astraea rustica* DEFRANCE, 1826 (= *Astraea burgundiae* LEYMERIE, 1846) richtete D'ORBIGNY die Gattung *Complexastraea* ein. Untersuchungen von MORSCH (1994) führten zu dem Ergebnis, daß die Typusart *Complexastraea subburgundiae* D'ORBIGNY, 1850 (mit dem Holotypen von *Astraea burgundiae* LEYMERIE (1846: 252; Taf. 10, Fig. 13)) ist. Da *Astraea rustica* DEFRANCE von einem nicht abgebildeten Exemplar unbekannten Alters und Herkunft beschrieben wurde, welches zudem verloren gegangen ist, wird dieses Exemplar von MORSCH (1994) nicht als valide Art angesehen.

Complexastraea cf. *seriata* TURNŠEK, 1972
Taf. 6, Fig. 5, 6

v* 1972 *Complexastraea seriata* : TURNŠEK: 180 (238), Taf. 19, Fig. 1-2.

v 1993 *Complexastraea* cf. *seriata* TURNŠEK - BARON-SZABO: 159, Taf. 3, Fig. 2a-c.

Dimensionen: c-c (in der Serie): 5-10 mm
s/mm: 5-7 (10)/5

Beschreibung: Die plocoide Kolonie besitzt in Reihe angeordnete Korallite. Ihr Axialraum ist frei. Non- bis subconfluente Costosepten sind kompakt, dünn und lateral mit wenigen Granulae besetzt. Septen innerhalb derselben Serie erscheinen oft confluent. Die des ersten Zyklus können weit in den Axialraum reichen und dort claviform verdickt sein. Die Endothek besteht aus zahlreichen tabulaten Dissepimenten. Da lediglich unvollständige Kolonien in ungünstigen Schnittlagen vorliegen, ist eine artliche Zuordnung nicht eindeutig möglich. Mikrostruktur ist nicht erhalten.

Material: 4 Kolonien im Gesteinsverband (MAT 217d, MAT 217f; 36/F; 36/X).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk, Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Ober-Oxford bis Unter-Kimmeridge von S-Slowenien, Ober-Apt bis Unter-Alb von N-Spanien.

Gattung *Clausastraea* D'ORBIGNY, 1850

Typusart: *Clausastraea tesselata* D'ORBIGNY, 1850

Eine überarbeitete Diagnose liefert ALLOITEAU (1960: 6 ff.): „kolonial, massiv, mit ebener oder konvexer Oberfläche; keine Holothek; Polypare besitzen keine Wand; Septen kompakt, ungleich; bleiben unabhängig oder werden subconfluent bis confluent; Knospung bei jurassischen Arten ausschließlich außerpolypar; außer- und innerpolypar bei den oberkretazischen Formen; zuerst subthamnasterioid

Tafel 14

Fig. 1: *Comoseris* cf. *minima* BEAUVAIS. Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (ME- 158 H); Maßstab: 10 mm.

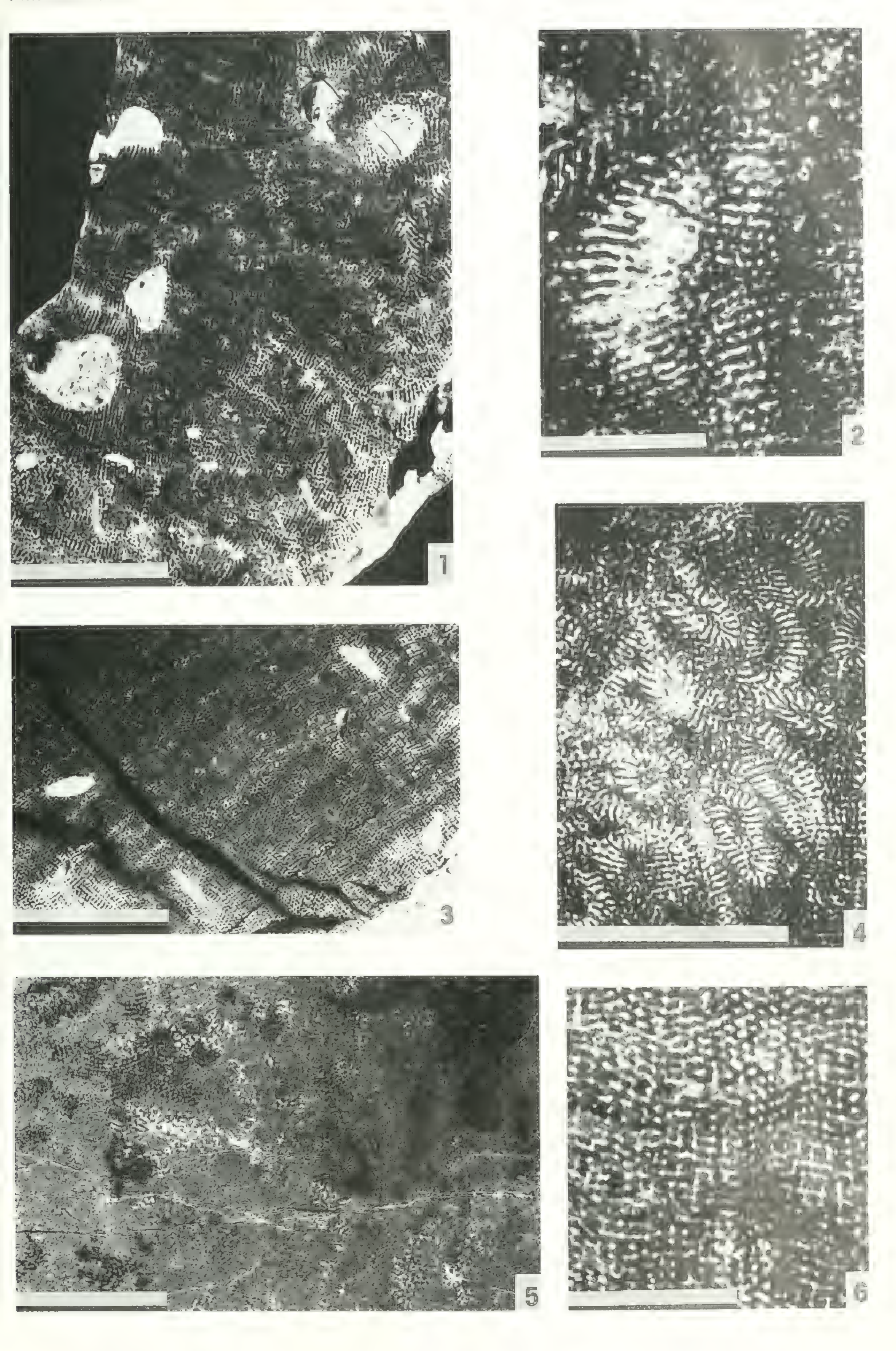
Fig. 2: *Comoseris* cf. *minima* BEAUVAIS. Vergrößerter Ausschnitt aus Fig. 1; Allgäuer Schrattenkalk (ME- 158 H); Maßstab: 3 mm.

Fig. 3: *Comoseris* cf. *minima* BEAUVAIS. Längsschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (ME- 158 H); Maßstab: 10 mm.

Fig. 4: *Hydnophoromeandraraea volzi* MORYCOWA. Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (MAT 217b); Maßstab: 10 mm.

Fig. 5: *Eocomoseris raueni* LOSER. Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (MAT 38-II); Maßstab: 6 mm.

Fig. 6: *Comoseris* cf. *minima* BEAUVAIS. Vergrößerter Ausschnitt aus Fig. 3; Allgäuer Schrattenkalk (ME-158 H); Maßstab: 3 mm.


1
2
3
4
5
6

mit völlig eigenständigen Polyparzentren, werden die Kolonien in der Oberkreide submäandroid mit undeutlichen Zentren; anastomosierende Septen selten oder gar nicht vorhanden; Septenseitenflächen mit gegenüberliegenden Carinae besetzt; subvertikal verlaufend; distal durch spitze, gleichartige und äquidistante Zähne abgelöst; Endothek gut entwickelt; bestehend aus sowohl vollständigen bis unvollständigen Böden als auch aus langen, randlich leicht gewölbten Dissepimenten; im Längsschnitt erscheint sie als subparallele, sinuidale Linie; die konkaven Bereiche korrespondieren mit den Axialhöhlungen, die konvexen mit den intercalicinalen Regionen; jede dieser Linien stellt den Seitenanschnitt einer wellenförmigen, mehr oder weniger kontinuierlichen Schicht dar, welche zu Beginn eines Höhenwachstums-Schubes gebildet wird; keine Columella; keine Synaptikel; die Costosepten bestehen aus einfachen Trabekeln, welche im divergenten System gebildet werden; ihr relativ großer Durchmesser ändert sich mit dem Alter der Septen; im Querschnitt erscheinen die Kalzifikationszentren als dicke, dunkle, rundliche Massen; das Sklerenchym ist fibrogranular mit sehr kurzen Faserkristallen."

Eine sehr eng verwandte Gattung stellt *Paraclausastraea* ZLATARSKI, 1968 dar. Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale sind das Auftreten von Synaptikeln sowie das Vorkommen an ausschließlich vesikulären Dissepimenten.

Clausastraea plana (FROMENTEL, 1877)
Taf. 7, Fig. 1, 3

* 1877 *Latimeandra ? plana* : FROMENTEL: 450, Taf. 106, Fig. 1.
1914 *Latimeandra ? plana* FROMENTEL - FELIX, pars 7: 176.
1960 *Clausastraea plana* (FROMENTEL) - ALLOITEAU: 32-34, Taf. I, Fig. 4, Taf. III, Fig. 4.

Dimensionen: c-c: 4,5-8,5 mm
s: 6+6+S_3
s/mm: 5-6/5
diss/mm: 6-7/5

Beschreibung: Die thamnasterioide Kolonie weist eine auffallend ebene, planare Oberfläche auf. Die Polypare stehen in submäandroiden Serien. Die Costosepten sind dick, confluent, selten subconfluent und in 2 Ordnungen entwikkelt. Stellenweise sind Septen 3. Ordnung zu erkennen. Septen erster Ordnung reichen z.T. weit in den Axialraum, wo sie eine rundliche bis sehr verlängerte Kelchgrube formen. Die Endothek besteht aus zahlreichen tabulaten und gebogenen Dissepimenten. Die Mikrostruktur ist schlecht erhalten. Selten können rundliche, z.T. in Reihe angeordnete Kalzifikationszentren beobachtet werden.

Anmerkung: *Clausastraea plana* (FROMENTEL) zeigt mit verschiedenen anderen Formen große Übereinstimmung: *C. alloiteaui* MORYCOWA, 1964 besitzt ähnliche Dimensionen, weist aber bis zu 36 Septen pro Kelch auf; in *C. arnaudi* ALLOITEAU, 1960 sind die Septen gleichartig arrangiert (lange Septenbündel verbinden die Serien), aber der Kelchabstand ist deutlich größer (c-c: 10-15); *C. bolzei* ALLOITEAU, 1960 (= *C. saltensis* ALLOITEAU, 1960) hat fast identische Dimensionen, jedoch schlankere Septen, deren Anzahl immer 12 deutlich übersteigt.

Clausastraea plana (FROMENTEL) zeichnet sich durch sehr kräftige Septen (bis ca. 1mm), eine Septenzahl von hauptsächlich 12 sowie die sehr plane Oberfläche der Kolonie aus.

Material: 4 herausgewitterte Kolonien (MER-24; ME-158-A; ME-158-G; WS 8g; OG 119).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Turon von Frankreich.

Familie Isastraeidae ALLOITEAU, 1952

Gattung *Isastraea* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851

Typusart: *Astraea helianthoides* GOLDFUSS, 1826

Synonyme: *Andemantastraea* ALLOITEAU, 1951; *Parisastraea* ALLOITEAU, 1958.

Gattungsdiagnose aus MILNE-EDWARDS & HAIME (1857: 526): "konvexe, buckelige oder subdendroide Kolonie; Unterseite im allgemeinen von einer feinen Epithek bedeckt ...; Knospung intracalicinal und submarginal; Polypare prismatisch und durch ihre einfachen Wände direkt miteinander verbunden; Kelchränder polygonal, einfach und gratartig; Columella ist rudimentär oder fehlt; Septen schmal, gedrängt, fein und granuliert; ihre freien Enden sind mit kleinen, dichtstehenden und gleichförmigen Zähnen besetzt; Traversen sind stark entwickelt."

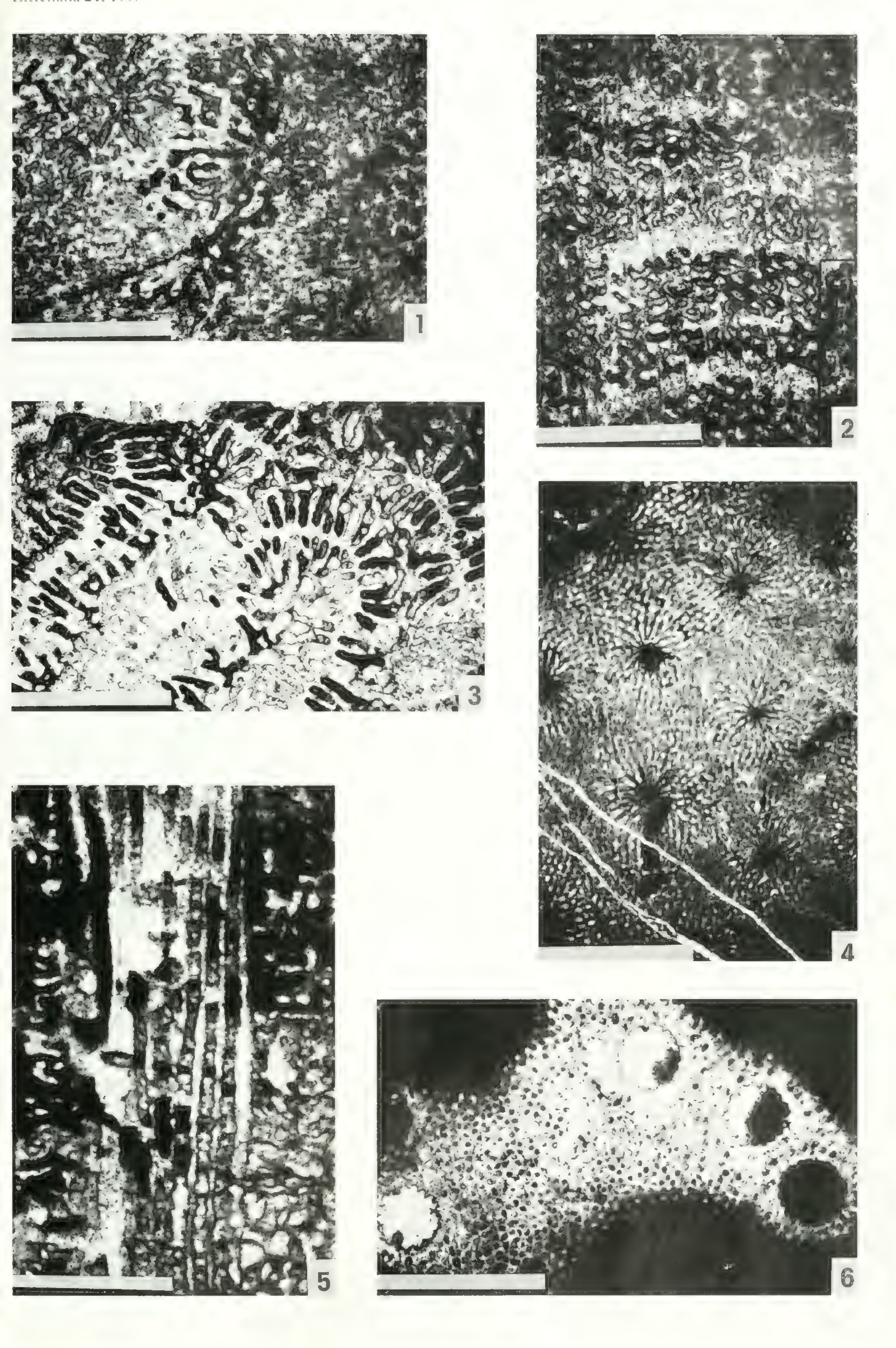
RONIEWICZ (1966: 215) führt ergänzend an, daß die Septen einen reduzierten costaten Teil besitzen, die Wand unvollständig septoparathekal entwickelt und die Knospung extratentakulär ist.

Anhand verschiedener *Isastraea*-Arten lieferten nachfolgend diverse Autoren überarbeitete Beschreibungen (z.B. PELLETIER 1950; RONIEWICZ 1966, 1982) sowie Analysen zur

---

Tafel 15

Fig. 1: *Eocomoseris raueni* LOSER. Vergrößerter Ausschnitt aus Taf. 14, Fig. 5; Allgäuer Schrattenkalk (MAT 38-II); Maßstab: 3 mm.
Fig. 2: *Eocomoseris raueni* LOSER. Längsschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (MAT 38-II); Maßstab: 3 mm.
Fig. 3: *Microphyllia densecostata* SIKHARULIDZE. Querschnitt leicht oblique; Allgäuer Schrattenkalk (MAT 25); Maßstab: 3 mm.
Fig. 4: *Eocomoseris raueni* LOSER. Orientierter Querschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (313); Maßstab: 6 mm.
Fig. 5: *Microphyllia densecostata* SIKHARULIDZE. Längsschnitt; Allgäuer Schrattenkalk (MAT 25); Maßstab: 3 mm.
Fig. 6: *Pseudopolytremacis* cf. *spinoseptata* MORYCOWA. Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (B3/5); Maßstab: 3 mm.


1
2
3
4
5
6

Morphologie und Variationsbreite innerhalb derselben Kolonien (LATHUILIERE 1988, 1989).

Isastraea neocomiensis FROMENTEL, 1857
Taf. 7, Fig. 2, 4

1857 *Isastraea neocomiensis* : FROMENTEL: 57, Taf. VIII, Fig. 3.
non 1885 *Isastraea neocomiensis* : TOMES: 547.
1896 *Isastraea dupasquieri* : KOBY: 54-55, Taf. XII, Fig. 5.
1936 *Isastraea siva* STOLICZKA - HACKEMESSER: 41-42.
v 1979 *Isastraea explanata* (MUNSTER) - SCHOLZ: 61, Text-Fig. 49.

Dimensionen: d: (4) 5-8 mm
c-c: 5-8 (10) mm
s: (30) 36-44

Beschreibung: Die massive, cerioide Kolonie besitzt polygonale Korallite. Die Septen sind sehr schlank, lateral mit feinen Granulae besetzt und immer in drei kompletten Zyklen mit beginnendem 4. Zyklus in 6er Systemen entwickelt. Älteste Septen reichen weit in den Axialraum, wo sie sich z. T. vereinigen können. Septen nachfolgender Zyklen sind jeweils um ca. $^1/_4$ kürzer als die der vorherigen. Hin und wieder kann Anastomosis beobachtet werden. In einigen Koralliten sind undeutliche, trabekuläre Columellarbildungen zu finden. Wenige Synaptikel sind vorhanden. Die Wand ist eine sehr unvollständige Para- oder Septoparathek. Die Endothek besteht aus tabulaten Dissepimenten. Die Mikrostruktur zeigt mittelgroße, meist isolierte Trabekel, welche Sekundärtrabekeln aufweisen können.

Anmerkung: *Isastraea dupasquieri* KOBY, 1896 stimmt mit der Originalbeschreibung sowie den Dimensionen mit *Isastraea neocomiensis* FROMENTEL, 1857 so gut überein, daß eine Synonymisierung gerechtfertigt erscheint. Die von SCHOLZ (1979) zu *Isastraea explanata* gestellten Exemplare zeigen völlige Übereinstimmung mit *I. neocomiensis* (d: 5-8 mm, s: 36-50). *Isastraea explanata* hingegen stellt eine Form dar, welche einen Kelchdurchmesser von mindestens 9-10 mm sowie eine Septenzahl von durchschnittlich über 60 (50-80, z.T. darüber) aufweist.

Material: 6 herausgewitterte Kolonien (MER-13; MER-53; WS 51-A; WS 51-G; WS 51-H-II; H-KU 784).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Neokom von Frankreich, Urgon der Schweiz, Cenoman von Griechenland.

Familie Placosmiliidae ALLOITEAU, 1952

Gattung *Placophyllia* D'ORBIGNY, 1848

Typusart: *Lithodendron dianthus* GOLDFUSS, 1826

Zusammenfassende Gattungsbeschreibung aus MILNE-EDWARDS & HAIME (1857, Bd. II: 222): „Kolonie fasciculat, astraeiform, ... Polypare völlig von einer kräftigen, faltigen Epithek umgeben ...; sie verbinden sich mehr oder weniger vollständig miteinander, direkt und ohne Beteiligung der Costae, Exo- oder Perithek; Columella kräftig, styliform; Septen gut entwickelt, nicht exsert; Querelemente häufig subvesikulär."

In einer neueren Kurzdiagnose gibt GEYER (1954: 193) weitere Merkmale an: „Corallum kolonial, phaceloid; Polypen rundlich, mit leicht überragenden Septen; ein Hauptseptum ist bis über das Zentrum hinaus verlängert; Epithek kräftig."

Die systematische Stellung von *Placophyllia* ist noch immer umstritten. Eine ausführliche Diskussion dieses Problems gibt ERRENST (1990: 195-196). Einer von ALLOITEAU (1957: 361) vorgenommenen Einreihung in die Familie Placosmiliidae ALLOITEAU schlossen sich RONIEWICZ (1966: 219 ff.) und ELIÁŠOVÁ (1976b: 337 ff.) an. Untersuchungen der beiden letztgenannten Autorinnen lieferten weitere Ergebnisse bezüglich dieser Gattung: Radiärelemente als bicuneiforme Costosepten ausgebildet, Wand epicostale Parathek, Endothek und Columella Placosmiliiden-typisch, unregelmäßige Verschmelzung mehrerer Septen mit der lamellaren Columella.

Placophyllia cf. *curvata* TURNŠEK, 1974
Taf. 6, Fig. 3, 4

* 1974 *Placophyllia curvata* : TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 98, 115, Taf. 8, Fig. 1-2, Taf. 9, Fig. 1-2.
1980 *Placophyllia curvata* TURNŠEK - KUZMICHEVA, in CHERNOV et al.: 96-97, Taf. XXXV, Fig. 4a, b.
1981 *Placophyllia curvata* TURNŠEK - TURNŠEK, in TURNŠEK & MIHAJLOVIC: 20, Taf. 16, Fig. 3-5.
v 1993 *Placophyllia curvata* TURNŠEK - BARON-SZABO: 159, Taf. 4, Fig. 1.

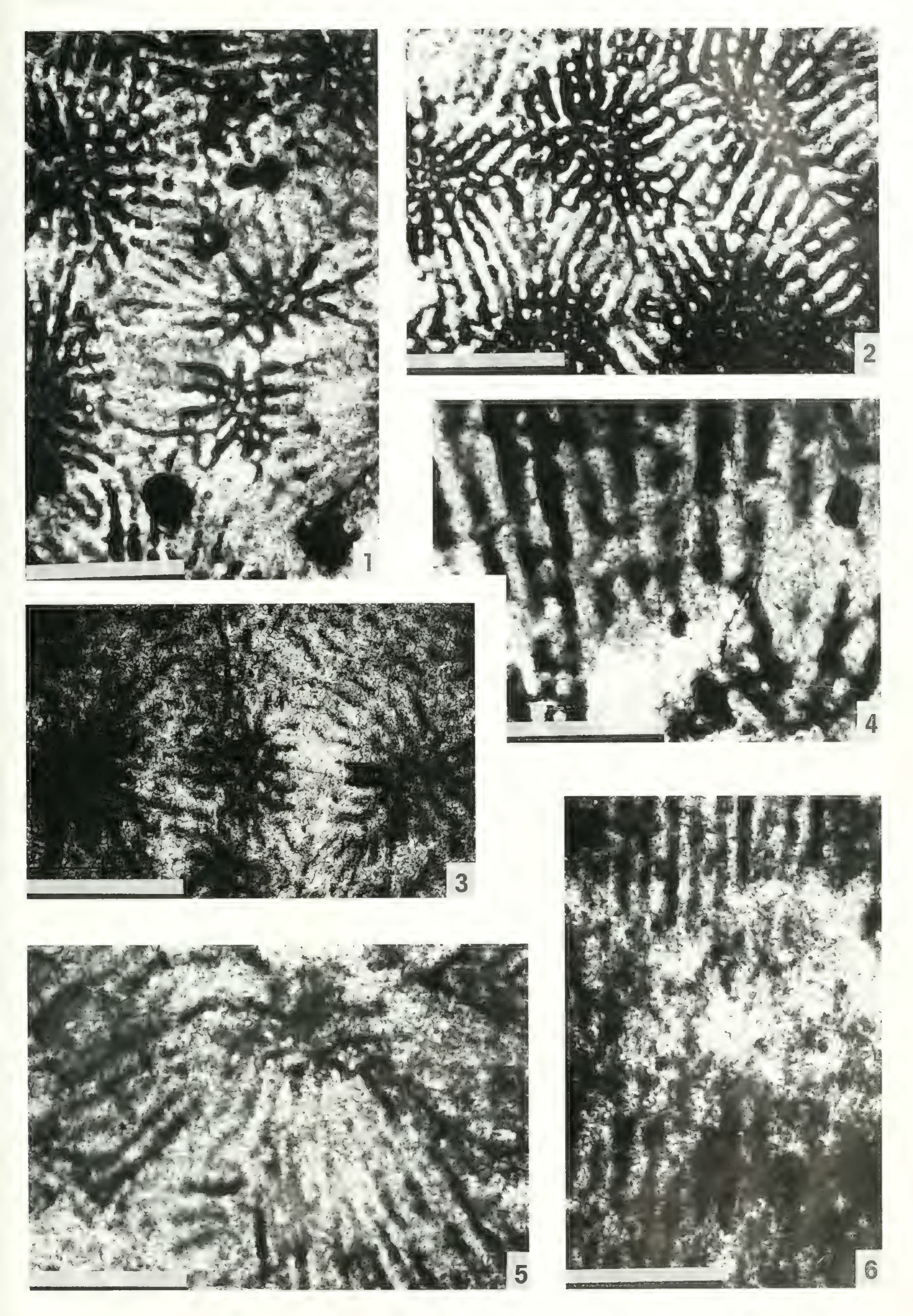
Dimensionen: d: 5-8 mm
s: 30-34 (40)

Beschreibung: Die Kolonie ist wenige cm groß, phaceloid und hat lange Korallite, welche einen rundlichen bis leicht ovalen Querschnitt zeigen. Die Costosepten sind

---

Tafel 16

Fig. 1 *Thamnoseris morchella* (REUSS). Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (23A/IV); Maßstab: 3 mm.
Fig. 2 *Thamnoseris arborescens* FELIX. Orientierter Querschnitt.; Brandenberger Gosau (23A/I); Maßstab: 3 mm.
Fig. 3 *Fungiastraea crespoi* (FELIX). Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (KA2-3); Maßstab: 3 mm.
Fig. 4 *Thamnoseris arborescens* FELIX. Längsschnitt; Brandenberger Gosau (23A/I); Maßstab: 1,5 mm.
Fig. 5 *Fungiastraea exigua* (REUSS). Orientierter Querschnitt; Brandenberger Gosau (35/XIV-I); Maßstab: 3 mm.
Fig. 6 *Fungiastraea exigua* (REUSS). Längsschnitt; Brandenberger Gosau (35/XIV-I); Maßstab: 3 mm.


1
2
3
4
5
6

in 3-4 Zyklen in 6er Sytemen entwickelt. Lateral besitzen sie meist feine Granulae. Die Septen der ersten beiden Zyklen reichen weit in den Axialraum, wo sie sich unregelmäßig verdicken können. Ihre trabekulären Verlängerungen verbinden sich z.T. mit der lamellaren Columella. Die Septen des 2. Zyklus weisen oft gleiche Länge wie die ältesten auf, sind aber deutlich dünner. Nachfolgende Septen sind jeweils um die Hälfte kürzer als nächstältere. Die Wand ist eine epicostale Parathek. Feine tabulate Dissepimente bilden die Endothek. Die Mikrostruktur wird aus zusammengesetzten Trabekeln (monoaxiale Haupttrabekel und Entwicklung von Sekundärtrabekel) gebildet.

Anmerkung: Da im Schliff nur wenige Bereiche der Kolonie beobachtet werden konnten, erfolgt die artliche Zuweisung unter Vorbehalt.

Material: 4 Koloniebruchstücke im Gesteinsverband (48/VI; 48/IXc; 48/XV; KAO-1).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Barrême-Apt von Slowenien und der SW-Ukraine, Apt von Serbien, Ober-Apt bis Unter-Alb von N-Spanien.

Gattung *Peplosmilia* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1850

Typusart: *Peplosmilia austeni* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1850

Synonyme: *Montlivaltia* FELIX, 1903; *Plesiophyllia* OPPENHEIM, 1930 partim; *Haplaraea* OPPENHEIM, 1930 partim; weitere Synonyme siehe BEAUVAIS (1982, Bd. I: 70-71).

Originaldiagnose aus MILNE-EDWARDS & HAIME (1850: 57): „Korallum einfach, mit einer breiten Basis festgeheftet, cylindrisch und über die gesamte Polyparlänge von einer membraniformen Epithek umgeben, welche einige leichte transversale Falten aufweist. Kelch kreisförmig oder etwas oval; Fossula flach, eng und verlängert. Columella gut entwickelt und lamellar; Septen erscheinen in 4 gut erhaltenen Zyklen und einem rudimentären fünften; Septen der ersten beiden Zyklen sind gleich und differieren nur etwas von denen des dritten; sie sind dick, breit, engstehend, leicht exsert, nicht völlig gerade; die Septen sind nahe der Columella geneigt ... lateral granuliert; Dissepimente vesikulär und recht zahlreich."

Die Ähnlichkeit zu *Montlivaltia* LAMOUROUX, 1821, welche jedoch keine Columella besitzt, wird von diesen wie auch späteren Autoren immer wieder hervorgehoben.

Peplosmilia fromenteli ANGELIS D'OSSAT, 1905
Taf. 8, Fig. 1

* 1905a *Peplosmilia fromenteli* : ANGELIS D'OSSAT: 242 (74), Taf. XVII (IV), Fig. 6a-g.
1914 *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT - FELIX: 69.
1937 *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT - BATALLER: 261-262, 4 Text-Fig.
1951 *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT - MARKOVIC: 192, Taf. 4, Fig. 5.
1974 *Axosmilia fromenteli* (ANGELIS D'OSSAT) - TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 99, Taf. 10, Fig. 1.
1981 *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT - TURNŠEK, in TURNŠEK & MIHAJLOVIC: 23, Taf. 21, Fig. 1-6.
1987 *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT - KUZMICHEVA: 231, Taf. II, Fig. 4.
1992 *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT - TURNŠEK, in TURNŠEK, PLENICAR & ŠRIBAR: 213, Taf. 6, Fig. 1-3.
1994 *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT - LIAO & XIA: 165-166, Taf. LXI, Fig. 9-11.
1995 *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT - GAMEIL, in ABDEL-GAWAD & GAMEIL: 15, Taf. 14, Fig. 2, 5.
v 1996 *Peplosmilia fromenteli* ANGELIS D'OSSAT - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 15, Taf. VII, Fig. 4.

Dimensionen: d: 24 x 19 mm
s: 96

Beschreibung: Der konische Einzelkorallit, wird von einer dünnen Epithek bedeckt. Im Querschnitt ist er unregelmäßig elliptisch. Die Basis ist stumpf und etwas verkleinert. Die Septen sind kompakt, andeutungsweise costat, z.T. leicht exsert und in 5 kompletten Zyklen entwickelt. Die der ersten beiden zeigen gleiche Länge sowie Dicke und reichen weit in den Axialbereich, wo sie oft parallel zur Columella geneigt verlaufen. Im Querschnitt können dadurch claviforme Verdickungen der Septenenden vorgetäuscht werden. Die Septen des 3. Zyklus sind gleichartig ausgebildet oder kürzer und schmaler. Septen jüngerer Zyklen sind deutlich kleiner und erreichen oft nur ein Drittel der Länge. Die Columella ist lamellar und kräftig. Die Endothek besteht aus langen, dünnen, subtabulaten Dissepimenten. Einfache Trabekel, welche axiale Linien formen, geben sich zu erkennen. Der Abstand der Kalzifikationszentren beträgt meist 50-80 µm, selten bis 200 µm.

Material: 1 Korallit im Gesteinsverband (KA3-10).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Barrême bis Unter-Apt von Serbien und Slowenien, Barrême von Turkestan, Apt-Alb von Katalonien, Apt von Griechenland.

Peplosmilia depressa FROMENTEL, 1863
Taf. 8, Fig. 5

* 1863 *Peplosmilia depressa* : FROMENTEL: 241, Taf. 46, Fig. 1.
v 1870 *Peplosmilia depressa* FROMENTEL - DUNCAN: 29, Taf. X, Fig. 8-10.
1914 *Peplosmilia depressa* FROMENTEL - FELIX: 131.

Dimensionen: d: 13 x 10 mm
s: ca. 35

Beschreibung: Der kleine konische Einzelpolyp weist einen subzirkularen Querschnitt auf. Die Septen sind kompakt, stellenweise leicht exsert und in 3 vollständigen Zyklen entwickelt. Ihre Dicke kann bis 0,5 mm betragen. Sie reichen weit in den Axialbereich. Septen eines beginnenden 4. Zyklus sind sehr dünn und erreichen ca. die halbe Länge. Die lamellare Columella ist mit den trabekulären Verlängerungen zweier gegenüberliegender Septen verbunden. Die Endothek besteht aus zahlreichen dünnen, unregelmäßig gebogenen Dissepimenten. Eine dünne Epithek bedeckt den

gesamten Polypen. Die Mikrostruktur ist wie bei der vorherigen Art entwickelt.

Material: 1 Korallit im Gesteinsverband (KA-Tb).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Alb von England, Cenoman von Frankreich.

Gattung *Placosmilia* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1848

Typusart: *Turbinolia cymbula* MICHELIN, 1846

Eine erweiterte Diagnose anhand des Holotyps gibt ALLOITEAU (1957: 100): „Kolonial, frei oder festgeheftet, flabellat oder mäandroid, aber aus nur einer vertikal stehenden, mehr oder weniger geschwungenen Serie gebildet; .. calicinales Plateau ist etwas vertieft; Axialgrube ist sehr lang und schmal; keine Wand, aber eine dicke, multilamellare Epithek, deren innerste Schicht sich auf die Costae stützen kann; radiäre Elemente sind kompakte Costosepten in bilateral-symmetrischer Anordnung; ... ihr distaler Rand ist mit kräftigen, spitzen Zähnen besetzt; ihre Seitenflächen sind mit Granulae bestückt; ... Endothek ist ein im gesamten Lumen entwickeltes Dissepimentarium aus Traversen; Columella ist eine dünne, geschwungene Lamelle, mehr oder weniger kontinuierlich verlaufend, sich selten mit Septeninnenrändern verbindend; Knospung intracalicinal, polystomodaeal und linear."

Placosmilia fenestrata (FELIX, 1900)
Taf. 7, Fig. 5; Taf. 8, Fig. 2, 3, 6

1900 *Lasmogyra fenestrata* : FELIX: 3.
v 1903 *Lasmogyra fenestrata* FELIX - FELIX: 246, Taf. XXI, Fig. 6, 7, 8.
1930 *Lasmogyra fenestrata* FELIX - OPPENHEIM: 300.
1961 *Lasmogyra fenestrata* FELIX - SURARU: 658, Taf. IV, Fig. 15, 16.
v 1982 *Placosmilia fenestrata* (FELIX) - BEAUVAIS, Bd. I: 68-69, Taf. IV, Fig. 4, Taf. LIX, Fig. 3, 5, 6.

Dimensionen: d: (5) 6-8 mm
s/mm: 20-25/10
Länge der calicinalen Serie ca. 100 mm

Beschreibung: Die flabello-mäandroide Kolonie, welche aus einer einzigen calicinalen Serie besteht, wird von einer Epithek umgeben. Eigenständige Polypare sind kaum zu unterscheiden. Die Costosepten sind kompakt, lateral mit sehr feinen, aber auch gröberen, spiniformen Granulae besetzt und in 2 Ordnungen entwickelt. Kräftige Septen (bis ca. 0,6 mm) erster Ordnung, welche an ihren axialen Enden claviforme Verdickungen aufweisen, wechseln mit deutlich dünneren, jedoch fast gleichlangen, leicht geschwungenen Septen zweiter Ordnung. Selten können sehr kurze und feine Septen einer dritten Ordnung beobachtet werden. Die Columella ist lamellar und sehr dünn. Vereinzelt sind älteste Septen mit ihr verschmolzen. Die Wand ist parathekal epicostat. Die Endothek besteht aus zahlreichen, feinen, tabulaten Dissepimenten. Die Mikrostruktur ist kaum erhalten. An wenigen Stellen können isolierte, einfache Trabekel beobachtet werden.

Anmerkung: Das hier beschriebene Exemplar stimmt mit der Beschreibung des Originals sowie mit der des Lectotypen völlig überein.

Material: 1 Kolonie im Gesteinsverband (KA-F).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Senon von Rumänien, Santon-Campan weiterer Gosau-Lokalitäten (Zimmer-, Ronto- und Scharergraben, Piesting).

Unterordnung Amphiastraeina ALLOITEAU, 1952

Familie Mitrodendronidae ALLOITEAU, 1952

Gattung *Amphiaulastraea* GEYER, 1955

Typusart: *Aulastraea conferta* OGILVIE, 1897

Originaldiagnose aus GEYER (1955b: 188): „Amphiastraeides Korallum; kolonial; Polypare langgestreckt mit polygonalem Querschnitt, seitlich vollständig miteinander verwachsen; Kelche von blasigen Dissepimentalstrukturen umhüllt; Polypare von gemeinsamer Epithek umschlossen. Die Gattung steht zwischen *Amphiastraea* und *Aulastraea*."

Nach BEAUVAIS (1970) stellt *Amphiaulastraea* ein Synonym von *Pleurostylina* FROMENTEL dar. ELIÁŠOVÁ (1975) jedoch bemerkt, daß sich diese beiden Gattungen durch sehr große, peripher vorkommende, vesikuläre Dissepimente unterscheiden, welche für *Pleurostylina* untypisch sind.

Amphiaulastraea conferta (OGILVIE, 1897)
Taf. 8, Fig. 4; Taf. 9, Fig. 1, 2

* 1897 *Aulastraea conferta* : OGILVIE: 110, Taf. 13, Fig. 1a-b.
1955b *Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE) - GEYER: 118, Taf. 26, Fig. 9.
v 1975 *Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE) - ELIÁŠOVÁ: 10-11, Taf. 3, Fig. 3, Taf. 4,Fig. 1-2, Text-Fig. 4.
v 1976 *Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE) - TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 52-53 (16-17), Taf. 6, Fig. 3-4.
v 1996 *Amphiaulastraea conferta* (OGILVIE) - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 22, Taf. XII, Fig. 1, 2, 6.

Dimensionen: d (Lumen): 5-7 mm
d (gesamt): 10-13 mm
s: (28) 36-44

Beschreibung: Die massive, cerioide Kolonie besitzt prismatische Polypare, welche von einer deutlichen Trennlinie umgeben sind. Die stets ovalen bis polygonalen Lumen werden von sehr grobvesikulären Dissepimentarien umhüllt. Vermehrung durch „Taschenknospung". Die Septen sind schlank, fein granular und sowohl bilateral als auch im 10er System entwickelt. Ihre axialen Enden besitzen z.T. mächtige, claviforme Verdickungen. Ein senkrecht zur Längsachse verlaufendes Hauptseptum, welches sich jedoch nicht besonders von den anderen Septen abhebt, ist immer vorhanden. Die Endothek besteht aus dünnen, tabulaten Dissepimenten. Die Wand ist septothekal. Die Mikrostruktur besteht aus Minitrabekeln, die axiale Linien bilden.

Material: 2 Kolonien im Gesteinsverband (BA-7 b; L-1).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Tithon von Štramberk, ? Urgon von Slowenien (Resediment in senonischer Brekzie), Apt von Griechenland.

Familie Amphiastraeidae OGILVIE, 1897

Gattung *Pleurophyllia* FROMENTEL, 1856

Typusart: *Pleurophyllia trichotoma* FROMENTEL, 1856

Gattungsdiagnose nach FROMENTEL (1856: 860), erweiterte Fassung in FROMENTEL (1864: 16 ff.): „Koralle ist baumförmig, dichotom und oft trichotom verzweigt; Polypare vorwiegend frei und subzylindrisch; Epithek ist vollständig ...; Kelche gewöhnlich etwas komprimiert; Septen wenig zahlreich. Diese Gattung, vermutlich benachbart zu Thecosmilien und Cladophyllien, unterscheidet sich von ersteren durch die regelmäßigen Kelche, der kleineren Septenzahl und vor allem durch den Besitz eines großen, stärker entwickelten Hauptseptums, welches sie auch von den Cladophyllien, mit denen sie mehr gemeinsam haben, unterscheidet ..."

In einer Überarbeitung der Vertreter der Amphiastraeinen stellen MELNIKOVA & RONIEWICZ (1976) weitere Merkmale von *Pleurophyllia* fest: „Im Vergleich mit den Septen ist die Wand primär und der distale Bereich der Korallite röhrenförmig entwickelt; die Entwicklung der Wand ist ein Resultat aufeinanderfolgender Skelettsekretionen und somit multilamellar (vgl. auch BEAUVAIS 1974); Korallitoberfläche mit dünner Pellicula (Epithek) überzogen, welche selten erhalten ist ..." Das Auftreten mikrostruktureller Ähnlichkeiten mit Vertretern der Pachythecaliidae CUIF, 1975 wird von den Autorinnen immer wieder hervorgehoben.

Pleurophyllia sp. 1

Beschreibung: Die locker phaceloide Kolonie besitzt kleine, vorwiegend dichotom, aber auch trichotom verzweigte Polypare. Ein längeres und kräftiger entwickeltes Hauptseptum ist zu beobachten. Die übrigen Septen erreichen oft nur $^1/_3$, selten $^1/_2$ des Korallitdurchmessers. Aufgrund des sehr schlechten Erhaltungszustandes kann weder eine exakte Bestimmung der Septenzahl noch des Kelchdurchmessers, der bei ungefähr 3-4 mm liegt, erfolgen. Eine artliche Zuweisung ist nicht möglich.

Material: 5 Kolonien im Gesteinsverband (SEA 65a3; MAT 217c, KA1-3, MER-45; ME 286b).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk, Brandenberger Gosau.

Pleurophyllia sp. 2
Taf. 9, Fig. 5

Beschreibung: Die Skelettstrukturen sind wie bei *Pleurophyllia* sp. 1 ausgebildet. Aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes sowie ungünstiger Schnittlage sind die Stücke nicht artlich bestimmbar. Sie unterscheiden sich von den Exemplaren der *Pleurophyllia* sp. 1 durch deutlich größere Dimensionen (d: ca. 5-7 mm).

Material: 2 Kolonien im Gesteinsverband (KW 104-I, ME 286a-I).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Unterordnung Meandriina ALLOITEAU, 1952

Familie Meandriidae ALLOITEAU, 1952

Unterfamilie Meandriinae VAUGHAN & WELLS, 1943

Gattung *Aulosmilia* ALLOITEAU, 1952

Typusart: *Trochosmilia archiaci* FROMENTEL, 1862 (Holotyp verschollen)

Da der Holotyp in der FROMENTELschen Kollektion nicht gefunden werden konnte, wählte ALLOITEAU (1957: 85) einen Neotypen: „Solitäres, trochoides, komprimiertes Corallum, im Querschnitt elliptisch; an der Basis mehr oder weniger gebogen; calicinales Plateau ist leicht vertieft; Axialbereich ist sehr verlängert und gerade; Wand septothekal; Exothek reichlich ausgebildet ...; Epithek faltig, dünn; radiäre Elemente sind kompakte Costosepten, exsert, sowohl in 2er als auch in radiärer Symmetrie entwickelt; ist ihr distaler Rand mit Zähnen besetzt, so handelt es sich um stark abgerundete und sehr feine Zähne; Septenseitenflächen sind mit sehr feinen Granulae bestückt; sie sind in dichter, linienartiger Folge sowie im divergenten Systemen angeordnet und stehen senkrecht zum distalen Rand; Columella ist lamellar, sehr lang und dünn, leicht geschwungen; Endothek kaum entwickelt, peripher auftretend; ... Mikrostruktur aus kleinen Kalzifikationszentren (Abstand der Zentren durchschnittlich 8 µm) formen eine mediane Linie ..."

Aulosmilia cuneiformis (MILNE-EDWARDS & HAIME, 1849)
Taf. 9, Fig. 6

* 1849 *Placosmilia cuneiformis*: MILNE-EDWARDS & HAIME, Bd. IV: 234.
v 1870 *Placosmilia cuneiformis* MILNE-EDWARDS & HAIME - DUNCAN, Bd. II: 27, Taf. X, Fig. 1-5.
v 1903 *Placosmilia cuneiformis* MILNE-EDWARDS & HAIME - FELIX: 337.
1914 *Placosmilia cuneiformis* MILNE-EDWARDS & HAIME - FELIX: 129-130, 222.
1957 *Placosmilia cuneiformis* MILNE-EDWARDS & HAIME - ALLOITEAU: 100.
1978 *Aulosmilia cuneiformis* (MILNE-EDWARDS & HAIME) - TURNŠEK: 71, 104, Taf. 1-2.

Dimensionen: d: 14 x 30 mm
15 x ca. 20 mm
s: bis 140

Beschreibung: Der trochoid bis flabellate, komprimierte Einzelkorallit zeigt einen elliptischen Querschnitt und wird von einer sehr faltigen, aus dünnen Lagen bestehenden Epithek umgeben. Die kompakten Costosepten sind in 5 kompletten Zyklen entwickelt. Ein beginnender 6. Zyklus ist immer zu beobachten. Die Septen sind schlank und lateral mit sehr feinen, meist spiniformen Granulae bestückt.

Die Septen der ersten 3 Zyklen reichen weit in den Axialraum, wo sie sich selten mit der extrem feinen, lamellaren Columella verbinden. Ihre axialen Enden können claviforme Verdickungen aufweisen. Septen des 4. Zyklus erreichen ca. 1/2, Septen des 5. Zyklus ca. 1/4 der Länge der ältesten. Jüngste Septen sind sehr kurz und dünn. Die Endothek besteht aus hauptsächlich peripher auftretenden feinen, subtabulaten Dissepimenten. Die Wand ist septothekal. Die Mikrostruktur ist kaum erhalten. An wenigen Stellen können kleine Kalzifikationszentren beobachten werden.

Anmerkung: Eine Form, die mit dem hier beschriebenen Exemplaren große Ähnlichkeit aufweist, ist *A. chondrophora* (FELIX). Letztere besitzt jedoch nur die halbe Septenzahl. In seiner Revision von 1957 spricht ALLOITEAU eindeutig von der Notwendigkeit einer taxonomischen Neuzuordnung von *Placosmilia cuneiformis* MILNE-EDWARDS & HAIME, behält aber noch die ursprüngliche Zuweisung bei. Aus seiner erweiterten Diagnose für *Placosmilia* (1957: 100) ergibt sich jedoch für *P. cuneiformis* eine Einreihung in die Gattung *Aulosmilia* ALLOITEAU.

Material: 2 freigewitterte Coralla (B7-1; 23A/IX).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Cenoman von England, Santon von S-Frankreich, Santon-Campan von Slowenien.

Familie Hemiporitidae ALLOITEAU, 1952

Gattung *Nefocoenia* OPPENHEIM, 1930

Typusart: *Areacia lobata* REUSS, 1854

Synonyme: *Proplesiastraea* OPPENHEIM, 1930.

Zusammenfassende Gattungsbeschreibung aus OPPENHEIM (1930: 416 ff.): „Kleine, oben stark konvexe, dicht mit Körnern besetzte Knollen, welche mit breiter Basis festsitzen; einzelne Polyparien stellen kurze Röhrenzellen dar, welche durch ihre mit starken Körnern versehene Rippen und durch ein durch große Poren unterbrochenes Coenenchym verbunden sind. Aber auch die schwache Mauer der ausgesprochen elliptischen Kelche, wie die Septen selbst, zeigen meist sehr deutliche Durchbrechungen unterschiedlicher Größe; das Gewebe ist durchaus porös; Septen gewöhnlich in der Stärke regelmäßig abwechselnd; zwischen ihnen sind einzelne Traversen gespannt; große Unbeständigkeit besteht in der Entwicklung einer schwachen, stabförmigen Columella, die ganz fehlen kann und dann durch eine starke Verschnörkelung des Septalapparates ersetzt werden kann; Knospung extracalicinal."

Bei allen Artbeschreibungen von *Nefocoenia* durch OPPENHEIM (1930) wird die recht variable Kelchgröße innerhalb derselben Kolonie betont.

Nefocoenia edelbachensis OPPENHEIM, 1930
Taf. 9, Fig. 2; Taf. 10, Fig. 3, 5

v* 1930 *Nefocoenia edelbachensis* : OPPENHEIM: 426-427, Taf. XIII, Fig. 4, Taf. XIX, Fig. 5.

Dimensionen: d: 2-3,5 mm
c-c: 3-4 mm
s: 18-24

Beschreibung: Die bis 5 cm große, massige bis foliose Kolonie besitzt extrem kurze Korallite, welche in einem grobblasigen Coenenchym gebettet sind. Die interpolyparen Bereiche besitzen eine stark granulierte Oberfläche. Die Costosepten sind kompakt (selten subkompakt), lateral mit meist feinen, aber auch gröberen, spitzen bis stark gerundeten Granulae besetzt und in 2-3 Zyklen in 6er Systemen entwickelt. Ihre axialen Enden können spitz oder auch unregelmäßig dick entwickelt sein. Die Septen des 1. Zyklus erreichen ca. 1/3 des Kelchdurchmessers. Teilweise besitzen sie feine, schwache trabekuläre Verlängerungen, welche bis in das Zentrum gelangen können. Die Septen des 2. Zyklus erreichen ca. 1/4 des Kelchdurchmessers. Jüngste Septen sind sehr kurz und ragen teilweise nur als winzige Dornen aus dem Wandbereich. Eine variabel entwickelte Columella (dünn, lamellar; abgeplattet styliform; trabekulär) kann vorhanden sein oder nicht. Trabekuläre Verlängerungen der ältesten Septen können sich mit ihr verbinden. Synaptikel ? sind vorhanden. Eine Endothek ist kaum entwickelt. Sie besteht aus wenigen langen, subtabulaten bis vesikulären Dissepimenten. Die Wand ist eine mit Poren durchsetzte Parathek und Septothek. Die Mikrostruktur besteht aus kleinen (an der Septalentwicklung beteiligten) und mittelgroßen (meist im Wandbereich auftretenden), oft in Reihe angeordneten Trabekeln.

Material: 2 Kolonien im Gesteinsverband (35/XIII; 36/VIII).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Santon-Campan weiterer Gosau-Lokalitäten (Edelbachgraben).

Unterordnung Dendrophylliina VAUGHAN & WELLS, 1943

Familie Acroporidae VERRILL, 1902

Gattung *Paretallonia* SIKHARULIDZE, 1972

Typusart: *Paretallonia bendukidzeae* SIKHARULIDZE, 1972

Originaldiagnose aus SIKHARULIDZE (1972: 643): „Subcerioide, massive Kolonie mit unebener Oberfläche; radiäre Elemente sind kompakt, confluent oder nonconfluent, lateral mit Granulae bedeckt; periphere Enden der Calicen haben viele Synaptikel; in den Axialbereichen fehlen Synaptikel; Endothek ist gut entwickelt, aus tabulaten Dissepimenten bestehend; Wand ist eine poröse Synaptikulothek; Columella styliform; Knospung extracalicinal; Perithek rudimentär."

Engste Verwandtschaft besteht mit der Gattung *Etallonasteria* RONIEWICZ, 1987 (=*Etallonia* RONIEWICZ, 1966). Das einzige Unterscheidungsmerkmal stellt das Fehlen einer Columella bei *Etallonasteria* RONIEWICZ, 1987 dar. Weitere sehr ähnliche Gattungen sind *Actinastraea* D'ORBIGNY, 1849 und *Steliodioseris* TOMES, 1893. Eine Ge-

Merkmale	*Actinastraea* d'ORBIGNY	*Paretallonia* SIKHARULIDZE	*Steliodioseris* TOMES
Kelchanordnung	cerioid bis subcerioid	subcerioid	thamnasterioid
Septen	kompakt, non- bis subconfluent	kompakt, confluent oder nonconfluent	kompakt, confluent
Ornamentierung der Septen	zahlreiche, spiniforme Granulae	feine, vielgestaltige Granulae, variable Anzahl	feine, vielgestaltige Granulae, variable Anzahl
Columella	styliform	styliform	styliform
Wand	Septothek	poröse Synaptikulothek	keine
Knospung	hauptsächlich extracalicinal (selten intracalicinal)	extracalicinal	extra- und intracalicinal
Endothek	reduziert, im peripheren Bereich des Lumens mäßig entwickelt	gut entwickelt, aus tabulaten Dissepimenten	schwach entwickelt, aus tabulaten bis leicht gebogenen Dissepimenten

Tab. 15: Gegenüberstellung einiger Gattungen, welche große Ähnlichkeit mit *Paretallonia* SIKHARULIDZE zeigen. Die Gattung mit der größten Übereinstimmung, *Etallonasteria* RONIEWICZ (= *Etallonia* RONIEWICZ), unterscheidet sich von *Paretallonia* nur durch das Fehlen einer Columella.

genüberstellung der Charakteristika dieser Formen gibt Tab. 15.

Paretallonia bendukidzeae SIKHARULIDZE, 1972
Taf. 11, Fig. 1, 3, 4

* 1972 *Paretallonia bendukidzeae* : SIKHARULIDZE: 643-644, Fig. 1a, b, 2 a, b, d.

1985 *Paretallonia bendukidzeae* SIKHARULIDZE - SIKHARULIDZE: 62, Taf. XVIII, Fig. 2a, b, w.

v 1996 *Paretallonia* cf. *bendukidzeae* SIKHARULIDZE - WILMSEN: 360, Taf. III, Fig. 3-4.

Dimensionen: d: (1) 1,2-2 mm
c-c: 1-2 mm
s: 14-18 (24)

Beschreibung: Die massive, cm bis dm große, cerioide Kolonie besitzt polygonale Korallite. Die kompakten Septen sind confluent oder nonconfluent, lateral mit feinsten Granulae besetzt und in sehr variablen Radiärsystemen eingeschaltet. Die ersten 3-8 Septen können das Zentrum erreichen, wo sie sich oft mit der kräftig entwickelten, styliformen Columella verbinden. Jüngere Septen sind deutlich kürzer, häufig nur als kleine Dornen zu erkennen, welche kaum aus dem Wandbereich heraustreten. Die Wand ist eine poröse Synaptikulothek, selten septothekal verschmolzen. Die Endothek besteht aus zahlreichen, feinen, tabulaten Dissepimenten. Die Mikrostruktur ist nicht erhalten.

Material: 4 Kolonien im Gesteinsverband (ME-158-C; MAT 217e; OG 296; SEA 65 a_1).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Hauterive von Georgien, Unter-Cenoman von N-Spanien.

Unterordnung Fungiina VERRILL, 1865

Familie Agathiphylliidae VAUGHAN & WELLS, 1943

Gattung *Diploastraea* MATTHAI, 1914

Typusart: *Astraea heliopora* LAMARCK, 1816

Kurzdiagnose nach WELLS (1932, 1933): Korallum massiv; lange Korallite mit rundem bis polygonalem Querschnitt; Costosepten perforiert und dentat; Columella papillös; Wand synaptikulothekal, meist undeutlich ausgebildet. Nach WELLS (1932) stellt das winkelige Aufeinandertreffen der Septen benachbarter Polypen ein wichtiges Charakteristikum dar.

Diploastraea harrisi WELLS, 1932
Taf. 10, Fig. 1

v* 1932 *Diploastraea harrisi* : WELLS: 175 (93), Taf. 2, Fig. 13-14, Taf. 8, Fig. 12.

1980 ? *Diploastraea harrisi* WELLS - Vidal: 41; Taf. 10, Fig. 6.

v 1993 *Diploastraea harrisi* WELLS - BARON-SZABO: 161-162, Taf. 4, Fig. 6a, b.

v 1996 *Diploastraea harrisi* WELLS - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 25, Taf. XIV, Fig. 2, 5.

Dimensionen:		Gosau	WELLS
	dl:	2,5-4	3-4 mm
	d:	4-6	- mm
	c-c:	(3,5-) 4-6	4-6 mm
	s:	24 (-26)	24-30

Beschreibung: Die plocoide Kolonie zeigt Polypare mit einem runden bis polygonalen Querschnitt. Die Septen sind confluent oder subconfluent, granular, costat, wenig perforiert und unterschiedlich dick. Auffallend ist ihre konstante Zahl von 24. Die Septen des ersten, z.T. auch des zweiten Zyklus erreichen häufig die Axialregion. Die des dritten besitzen maximal die halbe Länge. Trabekuläre Verlängerungen der Septen können sich mit der parietalen Columella verbinden. Häufig ist das für diese Gattung charakteristische winkelige Aufeinandertreffen der Septen be-

nachbarter Polypen zu beobachten. Synaptikel treten vereinzelt auf. Die Endothek besteht aus zahlreichen, gut entwickelten, tabulaten Dissepimenten. Die synaptikulothekale Wand ist unregelmäßig ausgebildet. Die Mikrostruktur besteht aus zusammengesetzten Großtrabekeln.

Anmerkung: Bezüglich der Septenzahl stimmen die Exemplare mit der von WELLS beschriebenen Form *D. hilli* sehr gut überein. Auch er erwähnt, daß die generelle Septenzahl 24 beträgt. Ansonsten weist letztere jedoch deutlich geringere Dimensionen auf.

Material: 1 herausgewitterte Kolonie (KA-Q).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Apt von Griechenland, Ober-Apt bis Unter-Alb von Spanien, Mittel-Alb von Zentral-Texas (Lower Glen Rose Fm.), Coniac-Santon von Spanien.

Familie Haplaraeidae VAUGHAN & WELLS, 1943

Gattung *Pleurocora* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1848

Typusart: *Lithodendron gemmans* MICHELIN, 1847 (Holotyp verschollen)

Während die erste Definition von *Pleurocora* durch MILNE-EDWARDS & HAIME (1848: 494) sehr kurz gehalten war, lieferten diese Autoren später (1849, IV: 310) eine erweiterte Diagnose: „Corallum subdendroid; Polypare cylindrisch, sehr kurz; ihre unteren Bereiche befinden sich im kolonialen Verband, die oberen stehen als freie Spitzen in variabler Ausdehnung; ... Wand kompakt, extrem dick; Costae sehr deutlich, entlang des gesamten Polypen entwikkelt, einfach, gedrängt; sind durch schmale und ziemlich tiefe Furchen getrennt; ... Kelche kreisförmig; Fossa etwas vertieft; Columella papillös; Septen kaum hervorstehend, fast gleich entwickelt, (?) mit fein gezähneltem oberen Rand, dünn und gedrängt, mit stark granulierten Seitenflächen; Pali erscheinen vor den Septen sämtlicher Zyklen mit Ausnahme vor den Septen des letzten Zyklus."

Mit der Begründung von teilweise perforierten Septen transferierte TURNŠEK (1978: 173) diese Gattung in die Haplaraeidae VAUGHAN & WELLS 1943.

Pleurocora cf. *alternans* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1849
Taf. 10, Fig. 4, 6

* 1849 *Pleurocora alternans* : MILNE-EDWARDS & HAIME, Bd. XI: 312.
1857 *Pleurocora alternans* MILNE-EDWARDS & HAIME - MILNE-EDWARDS & HAIME: 603.
1930 *Pleurocora* cf. *alternans* MILNE-EDWARDS & HAIME - KUHN & ANDRUSOV: 5-6.

Dimensionen: d: 2-4 mm
s: 24-40 (-44)

Beschreibung: Die dendroide Kolonie besitzt runde, selten leicht ovale Korallite. Die Septen sind dünn, kompakt bis subkompakt, lateral mit zahlreichen feinen Granulae besetzt und in 3-4 Zyklen in 6er Systemen entwickelt. Peripher gehen sie als kräftige, oft lange Costae in die Perithek. Die 12 Septen der ersten beiden Zyklen besitzen meist ungefähr gleiche Länge. Sie reichen weit in den Axialraum. Die Septen des 3. Zyklus sind oft lediglich etwas kürzer und dünner. Jüngste Septen zeichnen sich besonders durch ihre geringe Dicke aus. Pali können vor den Septen von S_1 bis S_3 erhalten sein. Die Columella ist papillös, z.T. auch aus leicht abgeplatteten Segmenten bestehend. Die Wand ist eine unregelmäßig entwickelte Synaptikulothek. Die Endothek besteht aus dünnen tabulaten bis leicht gebogenen Dissepimenten. Die Mikrostruktur besteht aus einfachen Minitrabekeln.

Anmerkung: Anhand ihres in der Slowakei gefundenen Materials nahmen KUHN & ANDRUSOV (1930) eine Erweiterung der Artdiagnose vor, die der Originaldiagnose zwar nicht widerspricht, jedoch auch nicht notwendigerweise mit dem Original übereinstimmen muß. Daher erfolgte die artliche Zuordnung unter Vorbehalt. Die hier beschriebenen Exemplare stimmen mit der Beschreibung von KUHN & ANDRUSOV sehr gut überein.

Große Ähnlichkeit mit den hier beschriebenen Exemplaren besitzt die Form *Pleurocora coalescens* ROEMER, 1888, welche jedoch 4 komplette Septenzyklen ausbildet.

Material: 9 Kolonien im Gesteinsverband (At-6; KA1-3; B1/10; B3/5; B3/13; R1-b; 23A/VIII; 35/I; 43/IV).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Ober-Santon bis Unter-Campan der Slowakei, Campan von Belgien.

Pleurocora sp.

Im Material des Profils Brandenberger Gosau finden sich vereinzelt Fragmente von *Pleurocora*, welche jedoch artlich nicht zugeordnet werden können.

Material: (23A/VI; 23C/XIII; 35/VIII; 35/XIII; 36/VII; 43/I; 45/I (b); 48/IX; 48/X; Riff-6; B1/16).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Familie Pachyphylliidae BEAUVAIS, 1982

Gattung *Neocoeniopsis* ALLOITEAU, 1957

Typusart: *Phyllocoenia excelsa* FROMENTEL, 1884

Eine zusammenfassende Originalbeschreibung gibt BEAUVAIS (1982; Bd. II: 102): „Massive, plocoide Kolonie; Knospung intercalicinal; Polypare sind zylindrisch und werden durch eine aus Costae und dünnen, subhorizontalen Dissepimenten bestehende Perithek verbunden; die radiären Elemente sind kompakte Costosepten, nonconfluent, in radiärer Symmetrie angeordnet; ihr distaler Rand ist mit kleinen, rundlichen Zähnen besetzt, ihre Seitenflächen sind mit Granulae bestückt, welche einerseits parallel wie auch fast senkrecht zum oberen Rand arrangiert sind; Columella variabel, fasciculat bis papillös oder als stark geschwungene Lamelle ausgebildet; Synaptikel selten, besonders im Wandbereich vorkommend; Endothek spärlich; Wand parasynaptikulothekal, stellenweise septothekal."

Neocoeniopsis besitzt große Ähnlichkeit mit *Neocoenia* HACKEMESSER. Zu den Unterscheidungskriterien siehe Tab. 14.

Neocoeniopsis corollaris (REUSS, 1854)
Taf. 10, Fig. 2

· 1854 *Astraea corollaris* : REUSS: 113-114, Taf. IX, Fig. 7, 8.
1857 *Heliastraea ? corollaris* (REUSS) - MILNE-EDWARDS & HAIME, Bd. II: 459.
1897 *Phyllocoenia corollaris* (REUSS) - SOHLE: 43.
v 1903 *Phyllocoenia corollaris* (REUSS) - FELIX: 287, Taf. XXV, Fig. 5.
1905a *Phyllocoenia corollaris* (REUSS) - ANGELIS D'OSSAT: 206-208, Taf. XIV [1], Fig. 9.
1914 *Phyllocoenia corollaris* (REUSS) - FELIX, pars 5: 25, pars 6: 96, pars 7: 156.
1930 *Heliastraea corollaris* (REUSS) - OPPENHEIM: 318, Taf. XLVIII, Fig. 13.
1937 *Phyllocoenia corollaris* (REUSS) - BATTALER: 128.
1956 *Montastraea corollaris* (REUSS) - WELLS, in MOORE, Teil F: F405, Fig. 301.5a, b.
1982 *Neocoeniopsis corollaris* (REUSS) - BEAUVAIS, Bd. II: 107-109, Taf. XXXVI, Fig. 4.
1994 *Neocoeniopsis corollaris* (REUSS) - TURNŠEK: 13, Taf. 7, Fig. 1-5.

Dimensionen: d: 5-8 (10) mm
c-c: 6-9 mm
s: (32) 40-44

Beschreibung: Die plocoide Kolonie zeigt Polypare, welche einen rundlichen bis ovalen Querschnitt besitzen. Die Costosepten sind kompakt bis subkompakt, nonconfluent, lateral mit zahlreichen Granulae besetzt und in 3 bis 4 Zyklen in 6er Systemen entwickelt. Costae benachbarter Korallite können winklig aufeinandertreffen. Die Septen der ersten beiden Zyklen sind fast gleichlang und reichen weit in das Zentrum. Ihre axialen Verlängerungen können sich mit der variabel entwickelten (lamellar oder parietal), trabekulären Columella verbinden. Septen des 3. Zyklus erreichen ungefähr $^1/_2$ Länge der ältesten. Jüngste Septen sind deutlich kürzer. Synaptikel treten unregelmäßig verteilt auf. Die Wand ist parasynaptikulothekal, an wenigen Stellen septothekal. Vesikuläre Dissepimente treten besonders im Perithekalbereich auf. Die Mikrostruktur ist kaum erhalten. Stellenweise sind einfache und zusammengesetzte kleine bis mittelgroße Trabekel zu beobachten.

Material: 1 freigewitterte Kolonie (L-2).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Apt, Ober-Santon und Maastricht von Katalonien, Cenoman von S-Deutschland, Santon des Gosaubeckens, Santon-Campan von Slowenien.

Familie Actinacididae VAUGHAN & WELLS, 1943

Gattung *Actinacis* D'ORBIGNY, 1850

Typusart: *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY, 1850

Eine überarbeitete, ausführliche Diagnose gibt BEAUVAIS (1982, Bd. I: 264-266): „Plocoide Kolonie; Polypare subzylindrisch, etwas über die Perithek vorspringend und durch einen intercalicinalen Bereich voneinander getrennt, welcher an der Oberfläche subgranular erscheint; Radiärelemente sind mehr oder weniger perforierte Septen, die aus subvertikalen Trabekeln bestehen; ihre axialen Enden können frei oder anastomosierend sein; der distale Rand der Septen ist stellenweise submoniliform; die Septenseitenflächen sind mit parallel zum distalen Rand stehenden spiniformen Granulae besetzt; Columella kann parietal sein oder zu einer abgeplatteten styliformen Struktur reduziert, oder aus mehreren freien Stäbchen bestehen, oder zu einer kurzen Lamelle verdickt erscheinen; keine Pali; Synaptikel zahlreich; Endothek fehlt; Perithek besteht aus subvertikalen Trabekeln, mehr oder weniger diskontinuierlich, durch Synaptikel sowie wenigen Dissepimenten verbunden; Wand wird aus mehreren unvollständigen Synaptikelringen gebildet; Septen bestehen aus einfachen fibrokristallinen Trabekeln."

Im Vergleich mit anderen Gattungen der Familie Actinacididae VAUGHAN & WELLS läßt sich *Actinacis* besonders durch die Art der Knospung (extratentakulär), die Wuchsform (plocoid) sowie die wenig perforierten Septen abgrenzen (siehe Tab. 16).

Merkmale	*Thamnarea* ÉTALLON	*Actinaraea* d'ORBIGNY	*Dendraraea* d'ORBIGNY	*Actinacis* d'ORBIGNY	*Microsolena** LAM.
Kelchanordnung	thamnasterioid	thamnasterioid	thamnasterioid	plocoid	thamnasterioid
Septen	kräftig, costat, wurmförmig, im Coenenchym undeutlicher Verlauf	mit großen unregelmäßigen Poren, costat	völlig irregulär perforiert, biseptal	wenig perforiert, costat	feine, regelmäßige Poren, biseptal
Ornamentierung der Septen	pennular	granular (? z.T. pennular)	pennular	granular	pennular
Entwicklung eines Coenenchyms	+	+	-	+	-
Wand	rudimentär (para- bis synaptikulothekal)	keine bis rudimentär (synaptikulothekal)	keine	unvollständige Synaptikulothek	keine
Knospung	intratentakulär	intratentakulär	intratentakulär	extratentakulär	intratentakulär

Tab. 16: Merkmale einiger Gattungen der Familien Actinacididae VAUGHAN & WELLS und Microsolenidae Koby*.

Actinacis martiniana D'ORBIGNY, 1850
Taf. 11, Fig. 2, 5, 6

* 1850 *Actinacis martiniana* : D'ORBIGNY: 209.
v 1854 *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY - REUSS: 127-127, Taf. XXIV, Fig. 12-15.
v 1903 *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY -FELIX: 177.
1914 *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY - FELIX, pars 7: 240.
1968 *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY - TURNŠEK: 362, Taf. 9, Fig. 3.
1978 *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY - TURNŠEK, in TURNŠEK & POLŠAK: 160, 177, Taf. 16, Fig. 1-4.
1994 *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY - TURNŠEK: 15, Taf. 10, Fig. 4-6.

Dimensionen: d: (1,2) 1,5-2 (2,5) mm
c-c: 2-4 (5) mm
s: 24-26 (40)

Beschreibung: Die bis Dezimeter große, massive, plocoide, z.T. lamellare Kolonie hat kreisrunde Polypare, welche durch ein poröses Coenenchym voneinander getrennt werden. Die wenig perforierten Costosepten sind in 3-4 Zyklen in 6er Systemen entwickelt und lateral mit feinsten Granulae besetzt. Anastomosis ist häufig zu beobachten. Die Columella ist vorwiegend parietal-spongiös, selten aus mehreren verdickten, kurzen Lamellen bestehend. Synaptikel treten häufig auf. Die Wand ist eine unvollständige Synaptikulothek. Die Endothek wird aus vereinzelten dünnen, subtabulaten Dissepimenten gebildet. Die Mikrostruktur besteht aus einfachen, z.T. isolierten Trabekeln.

Anmerkung: Eine eng verwandte Form stellt *Actinacis cymatoclysta* FELIX, 1906 aus der Oberkreide von Ost-Galizien dar. Diese läßt sich aufgrund ihrer kleineren Dimensionen gut von *A. martiniana* abgrenzen.

Material: 16 herausgewitterte Kolonien (KA0-3, KA1-1, KA1-4, KA1-5, KA1-6, KA3-2, KA-S; B4/7; B4/13;B4/14; B5/10; 23A/VII; 23C/V-1; 35/XI; 36/V; 44/VII).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: weitere Gosau-Lokalitäten (Nef-, Ronto-, Wegscheid-Graben, Schrickpalfen, Hornegg), Santon von Frankreich, Santon-Campan von Slowenien und Kroatien, Maastricht von Serbien.

Actinacis sp.

In einigen Schliffen und Anschnitten des Profils der Brandenberger Gosau finden sich Fragmente, die jedoch artlich nicht zugeordnet werden können.

Material: (KA2-4; 35/IX).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Gattung *Actinaraea* D'ORBIGNY, 1849

Typusart: *Agaricia granulata* MÜNSTER, 1829

Eine kurze Diagnose gibt GEYER (1954: 171): „Corallum kolonial; massig bis fladenförmig; Knospung intratentaculär; Kelche im Coenenchym eingebettet; Septen wenig zahlreich, ohne paliforme Lappen; Columella durch ein lockeres Maschenwerk angedeutet; Basalepithek gut ausgebildet."

Bereits MILASCHEWITSCH (1876: 231) erwähnt die große Ähnlichkeit dieser Gattung mit *Microsolena* LAMOUROUX, von der sie sich jedoch deutlich durch die Septalstruktur unterscheidet (mit großen, unregelmäßig entwickelten Poren, wodurch ein aus dünnen Balken bestehendes Netzwerk vorzuliegen scheint). Nach den Untersuchungen von RONIEWICZ (1979) besteht ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal in dem Auftreten von semilunaren Pennulae bei *Microsolena*, wohingegen *Actinaraea* in die Gruppe der „non-pennulären" Formen gehört. Darüber hinaus bestehen große Übereinstimmungen mit den Gattungen *Thamnarea* ÉTALLON und *Dendraraea* D'ORBIGNY. Eine Gegenüberstellung dieser Gruppen zeigt Tab. 16.

Actinaraea tenuis MORYCOWA, 1971
Taf. 12, Fig. 1, 2

v* 1971 *Actinaraea tenuis* : MORYCOWA: 128-130, Taf. XXXV, Fig. 1, Taf. XXXVI, Fig. 1, Text-Fig. 37.
1980 *Actinaraea tenuis* MORYCOWA - KUZMICHEVA, in CHERNOV et al.: 106-107, Taf. 39, Fig. 4a-b.
1981 *Actinaraea* cf. *tenuis* MORYCOWA - TURNŠEK, in TURNŠEK & MIHAJLOVIC: 37-38, Taf. 45, Fig. 1-4.
1984a *Actinaraea* aff. *tenuis* MORYCOWA - SCOTT: 344, Taf. 2, Fig. 12-13.
1985 *Actinaraea tenuis* MORYCOWA - SIKHARULIDZE: 61-62, Taf. 28, Fig. 1a-b.
1988 *Actinaraea tenuis* MORYCOWA - KUZMICHEVA, in ALIEV et al.: 175-176, Taf. VIII, Fig. 2a-b.
1992 *Actinaraea tenuis* MORYCOWA - TURNŠEK, in TURNŠEK, PLENICAR & ŠRIBAR: 217-218, Taf. 5, Fig. 7-8.
v 1996 *Actinaraea tenuis* MORYCOWA - WILMSEN: 361, Taf. IV, Fig. 3.

Dimensionen: c-c: 3-5 mm
s (im Zentrum): 12-16
s/mm: 5-6/2

Beschreibung: Die wenige cm große, massive bis foliose Kolonie weist unregelmäßig im Coenenchym verteilte, runde Korallite auf. Die Costosepten besitzen unregelmäßig auftretende und starke Perforationen sowie Seitendornen. Synaptikel sind vorhanden. Eine irregulär oder netzartig-spongiös entwickelte Columella ist oft erhalten. Die Endothek besteht aus kleinen, tabulaten Dissepimenten. Die Mikrostruktur ist schlecht erhalten. Stellenweise können zusammengesetzte Großtrabekel beobachtet werden.

Material: 8 Kolonien im Gesteinsverband (24/7; 24/8; 35/II; UG-7b; UG-R2; UG-3; ME-158 H-I; UG-2R-II).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk, Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Unterkreide von Texas, Berrias von Georgien, Barrême bis Unter-Apt von Turkestan, Barrême von Aserbeidschan und des Kaukasus, Barrême bis Apt von E-Serbien, der SW-Ukraine und von Rumänien, Apt von Slowenien, Unter-Cenoman von Spanien.

Actinaraea sp.

In Proben des Profils der Brandenberger Gosau finden sich Fragmente dieser Gattung, welche jedoch artlich nicht zugeordnet werden können.

Material: (24-1/4).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Gattung *Thamnarea* ETALLON, 1864

Typusart: *Thamnarea arborescens* ETALLON, 1864

Originaldiagnose aus ÉTALLON (1864: 411-412): „Polyparstock verzweigt oder länglich, mit kräftigem Gewebe, stark perforiert, wurmartig erscheinend; Septen confluent, irregulär, mehr oder weniger gefältelt; keine Wand; die Septen sind nicht gut zu erkennen; Granulae selten. Die Kelche der Gattung werden nicht begrenzt, wie bei Poriten; die völlig confluenten Septen sind nicht so unterbrochen, wie bei *Meandraraea*; das Coenenchym ist immer reichlicher ausgebildet als bei Montiporiten und Psammocoren."

Große Ähnlichkeiten bestehen mit den Gattungen *Actinaraea*, *Dendraraea* und *Microsolena* (siehe Tab. 16).

Thamnarea cladophora FELIX, 1903
Taf. 13, Fig. 1

v* 1903 *Thamnarea cladophora* : FELIX: 183-184, Taf. XVII, Fig. 10, 11.

1914 *Thamnarea cladophora* FELIX - FELIX, pars 7: 204.

? 1982 *Synastraea cladophora* (FELIX) - BEAUVAIS, Bd. II: 127-128, Taf. XXXIX, Fig. 1.

Dimensionen: c-c: 3,5-6 mm
s: (16) 20-26
s/mm: 6-7/2

Beschreibung: Die massive, bis 10 cm große, knollige, thamnasterioide Kolonie besitzt Polypare, welche sich unregelmäßig verteilt im Coenenchym befinden. Die confluenten Costosepten sind meist stark porös und lateral mit Pennulae und dicken Granulae besetzt. Sechs bis acht Septen reichen weit in das Zentrum. Ihre axialen Enden können zu paliformen Loben zerfallen. Die nächstjüngeren 6-8 Septen erreichen ungefähr $^3/_4$ der Länge und verbinden sich teilweise anastomosierend mit den ältesten Septen. Die Columella ist styliform, z.T. abgeplattet oder spongiös-trabekulär. Die Wand ist eine rudimentär erhaltene Synaptikulothek. Die Endothek besteht aus vereinzelten, sehr dünnen Dissepimenten und wenigen Synaptikeln. Die Mikrostruktur wird aus mittelgroßen bis großen, zusammengesetzten Trabekeln gebildet.

Anmerkung: Die Untersuchungen von BEAUVAIS (1982) ergaben, daß von *Th. cladophora* FELIX zwei Syntypen existieren, die nach seiner Auffassung beide Vertreter von *Synastraea* darstellen. Da nur einer der von FELIX als *Th. cladophora* beschriebenen Syntypen aufzufinden war, welches jedoch mit der Originalbeschreibung übereinstimmt, wird die ursprüngliche Zuordnung beibehalten.

Bezüglich der Dimensionen weisen die hier beschriebenen Exemplare große Ähnlichkeit mit *Th. lithodes* FELIX auf. Letztere zeigt jedoch ein dichteres und kompakteres Coenenchym sowie eine ausschließlich spongiöse Columella.

Material: 3 Kolonien, z.T. freigewittert (B1/17; 23C/XIX; 24-1/5).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: weitere Gosau-Lokalitäten (Edelbach- und Rontograben).

Familie Kobyastraeidae RONIEWICZ, 1979

Gattung *Kobyastraea* RONIEWICZ, 1970

Typusart: *Thamnastraea lomontiana* ETALLON, 1864

Gattungsdiagnose aus RONIEWICZ (1970: 138 ff.): „Thamnasterioide Kolonie; Kelche dichtgedrängt; radiäre Elemente aus einfachen und zusammengesetzten Trabekeln, confluent, in Bündeln von einem Korallit zum anderen übergehend; distaler Septenrand mit gleichartigen Zähnen

Familie	Thamnasteriidae VAUGHAN & WELLS	Kobyastraeidae RONIEWICZ	Latomeandridae ALLOITEAU *Thamnoseris* FROMENTEL	andere
Ornamentierung der Septen	Pennulae	Granulae	abgeflachte Granulae	„subcarenée"
Columella	styliform	styliform oder sublamellar	parietal-papillös	parietal
Costosepten	confluent	confluent	confluent	confluent oder subconfluent
Anastomosis	+	+	+	+
Poren	-	-	irregulär	irregulär
Synaptikel	Grundelement des Skeletts	Grundelement des Skeletts	Grundelement des Skeletts	selten
Endothek	große Dissepimente	tabuloide Elemente	dünne Dissepimente	dünne Dissepimente
hauptsächliche Knospungsart	intratentakulär	extratentakulär (intratentakulär)	extratentakulär (intratentakulär)	intratentakulär
axiale Ränder	ein paliformer Zahn	ein paliformer Zahn	viele trabekuläre Loben	viele trabekuläre Loben

Tab. 17: Diagnostische Merkmale einiger Familien der Unterordnung Fungiina. Verändert nach RONIEWICZ (1979).

besetzt; axiale Septenenden mit trabekulären, gleichmäßig verteilten Loben versehen; Septenseiten mit Granulae bestückt; Septen im Axialbereich perforiert; Columella klein, styliform, abgeplattet; Synaptikel im Wandbereich vorhanden; Bildung einer unvollständigen Synaptikulothek; Endothek aus groben, tabulaten Dissepimenten, die in benachbarte Kelche reichen; Knospung extracalicinal, selten intracalicinal."

Größte Ähnlichkeit weist *Kobyastraea* mit *Thamnasteria* auf (Tab. 17). Die Unterscheidungsmerkmale sind das Auftreten von Pennulae sowie eine ausschließlich intratentakuläre Knospung bei *Thamnasteria* (Auftreten von Granulae und vorwiegend extratentakuläre Knospung bei *Kobyastraea*).

Kobyastraea lithodes (Oppenheim, 1930)
Taf. 12, Fig. 3-5

non v 1903 *Thamnaraea lithodes* : Felix: 182-183, Taf. XXIII, Fig. 6, Text-Fig. 8.

* 1930 *Gosaviaraea* (?) *lithodes* (Felix) - Oppenheim: 59-62, Taf. XXIX, Fig. 2, non Taf. XXXIII, Fig. 7.

Dimensionen: d: (3) 4-6 mm
c-c: (4) 6-8 mm
s: 18-24
s/mm: 5-6 (7)/2

Beschreibung: Die bis 10 cm große, thamnasterioide Kolonie besitzt unregelmäßig verteilte Korallite. Die confluenten Costosepten weisen wenige grobe, irregulär auftretende Perforationen auf und sind lateral mit Granulae unterschiedlicher Form und Größe besetzt. Nach der Länge der Septen können bis zu 3 komplette Septenzyklen in 6er Systemen unterschieden werden. Sämtliche Septen besitzen jedoch ungefähr gleiche Dicke. Sechs Septen reichen weit in das Zentrum, wo sie sich teilweise mit der styliformen bis stark abgeplatteten Columella verbinden können. Axiale Enden der Septen sämtlicher Zyklen können in paliforme Loben zerfallen. Anastomosis ist häufig zu beobachten. Synaptikel treten zahlreich, besonders im Wandbereich, auf. Die Wand ist synaptikulothekal. Die Endothek besteht aus langen, subtabulaten Dissepimenten. Die Mikrostruktur wird aus sowohl runden, isolierten Großtrabekeln (besonders im Axialbereich auftretend: z.B. paliforme Loben, styliforme Columella), als auch aus eng aneinandergereihten, unregelmäßig geformten Großtrabekeln (Septen) gebildet.

Anmerkung: *Thamnarea lithodes* Felix zeigt deutliche Merkmale von *Thamnarea*. Die von Oppenheim, (1930) unter *Gosaviaraea* (?) *lithodes* (Felix) dokumentierte Form hingegen weist sämtliche Merkmale von *Kobyastraea* Roniewicz auf.

Material: 2 Kolonien im Gesteinsverband (48/II; 48/XIII).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: weitere Gosau-Lokalität (Wegscheidgraben).

Familie Thamnasteriidae Vaughan & Wells, 1943

Diese Familie zeigt große Ähnlichkeit mit denen, welche von Morycowa & Roniewicz (1995) aus der Unterordnung Fungiina in ihre neue Unterordnung Microsolenina transferiert wurden. Die wichtigsten Gründe gegen einen derartigen Transfer der Thamnasteriidae sind: Monoaxiale Trabekel, strukturell solide Septen, vertikale paliforme Loben und Synaptikel, welche vertikal und nontrabekulär ausgebildet sind. Bei Formen aus der Gruppe Microsolenina sind die Trabekel polyzentrisch, die Septen strukturell porös, es fehlen vertikale Loben und die Synaptikel sind horizontal und stangenartig (‚rodlike') ausgebildet (freundl. mündl. Mitt. Roniewicz 1996).

Gattung *Thamnasteria* Lesauvage, 1823

Typusart: *Astraea dendroidea* Lamouroux, 1821 (= *Thamnasteria lamourouxi* Lesauvage, 1823) (beide Exemplare nicht erhalten)

Synonyme: *Centrastraea* d'Orbigny, 1849; *Dactylastraea* d'Orbigny, 1849.

Von Lesauvage (1823) ursprünglich als *Thamnasteria* eingeführt, wurde diese Gattung später (1832) von ihm selbst in *Thamnastraea* umbenannt. Von den Bearbeitern wurde lange Zeit das Synonym benutzt, bis Vaughan & Wells 1943 die Arten der *Thamnastraea* auf zwei Gattungen verteilten. Der Name *Thamnastraea* wurde ganz fallen gelassen, ihre Arten teils in die Gattung *Thamnasteria*, teils in *Synastraea* Milne-Edwards & Haime gestellt.

Da weder der Holotyp zu *Astraea dendroidea* Lamouroux, 1821 noch zu *Thamnasteria lamourouxi* Lesauvage, 1823 erhalten ist, gibt Roniewicz (1982: 167-168), basierend auf *Thamnasteria concinna* (Goldfuss, 1826), eine überarbeitete Diagnose: „Korallitdurchmesser klein (wenige mm); Radialelemente kompakt, confluent und anastomosierend; Adaxialbereiche des Oberrandes der Septen des ersten Zyklus sind als paliforme Zähne entwickelt; Septenseitenflächen mit Pennulae besetzt; diese erscheinen als horizontale, gezackte Plättchen ... Ornamentierungen der Septaloberränder erscheinen wie gerundete Zähnchen ... Columella primär monotrabekulär, sekundär mit Dissepimenten sowie den trabekulären Verlängerungen der Septen verbunden; in der Peripherie und im Zentrum der Korallite sind die Dissepimente vesikulär, in anderen Bereichen tabulat; die Polyparien sind entweder dichtgepackt oder durch eine Perithek getrennt; Epithek entwickelt; Vermehrung intra- und extratentakulär (intercalicinal und peripher); Kolonie lamellar, multicolumnar oder verzweigt."

Als wichtiges generisches Merkmal hebt Roniewicz (1982) die geringe Größe der Koralliten hervor (in der Größenordnung von *Th. concinna, Th. gracilis* und *Th. dendroidea*, also um 2-3 mm). Korallen mit deutlich größeren Korallitdurchmesser stellen nach ihrer Auffassung Vertreter der Gattungen *Thamnoseris* Fromentel, 1861, *Fungiastraea* Alloiteau, 1957 und *Kobyastraea* Roniewicz, 1970 dar.

Thamnasteria favrei KOBY, 1897
Taf. 13, Fig. 3, 6

* 1897 *Thamnastraea favrei*: KOBY: 81, Taf. XVII, Fig. 5, 5a, Taf. XIX, Fig. 3, 3a.
1905b *Thamnastraea favrei* KOBY - ANGELIS D'OSSAT: 14.
1926 *Thamnastraea* cf. *favrei* KOBY - DIETRICH: 85, Taf. IX, Fig. 1.
1979 *Thamnasteria favrei* KOBY - SIKHARULIDZE: 29-30, Taf. XVII, Fig. 2.

Dimensionen: d: 2-4 (5) mm
c-c: 3-5 (-6) mm
s: (18) 20-28
s/mm: 7-10/2

Beschreibung: Die kleine, bis 7 cm große, multiculmnare oder pilzförmig-knollige, thamnasterioide Kolonie ist mit meist gleichmäßig verteilten Polyparen besetzt. Die Septen sind confluent, subkompakt und lateral schwach ornamentiert. Pennulae treten unregelmäßig auf. Bis zu 12 Septen der ersten zwei Zyklen erreichen das Zentrum. Ihre trabekulären Verlängerungen können sich mit der styliformen Columella verbinden. Die Endothek besteht aus tabulaten Dissepimenten. Synaptikel sind selten, treten dann jedoch im Wandbereich auf. Die Mikrostruktur ist schlecht erhalten. Stellenweise sind einfache und zusammengesetzte Großtrabekel zu beobachten.

Anmerkung: Eine sehr ähnliche Form stellt *Thamnasteria felixi* REYEROS NAVARRO, 1963 aus dem Apt von Mexico dar. Jedoch weist sie eine deutlich geringere Septenzahl auf (10-21).

Material: 1 kleine herausgewitterte Kolonie (KA4-3), 2 kleine Kolonien im Gesteinsverband (KA2-4c; 35/XVI-2).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Urgon der Schweiz und Italien, Barrême-Apt von Tansania, Alb von Georgien.

Unterordnung Microsolenina
MORYCOWA & RONIEWICZ, 1995

Familie Microsolenidae KOBY, 1890

Gattung *Microsolena* LAMOUROUX, 1821

Typusart: *Microsolena porosa* LAMOUROUX, 1821

Gattungsbeschreibung aus BEAUVAIS (1964: 229): „Koloniale Gattung, massiv; Knospung intracalicinal-marginal; Kelche im allgemeinen oberflächlich mit fast punktförmigen Zentrum; Radialelemente sind biseptale, vollständig und regelmäßig perforierte Lamellen; Synaptikel zahlreich; Endothek spärlich; keine Wand; keine Columella."

Entgegen dieser Diagnose stellten jedoch eine Reihe von Bearbeitern (TURNŠEK & BUSER 1974; RONIEWICZ 1976; ERRENST 1991; MELNIKOVA et al. 1993 u.a.) die Existenz einer spongiösen bis parietalen Columella fest.

Microsolena weist nicht nur mit Gattungen der Familie Microsolenidae große Übereinstimmungen auf (Tab. 18), sondern auch mit verschiedenen Vertretern der Familie Actinacididae (Tab. 16).

Merkmale	*Microsolena* LAMOUROUX	*Comoseris* d'ORBIGNY	*Eocomoseris* MELNIKOVA et al.
Perforation der Septen	sehr regelmäßig und fein perforiert	große Poren	unregelmäßige Perforationen
Columella	spongiös-parietal (falls entwickelt)	klein, spongiös	monotrabekular
Endothek	spärlich	kräftig entwickelt	zahlreiche Dissepimente
Wand	keine	keine	unvollständige Synaptikulothek
Collines	-	+	-
Korallite	deutlich bis undifferenzierbar, können in spezieller Anordnung stehen oder regellos verteilt	in Gruppen vereinigt, mäandroid oder parallel verlaufende Serien bildend	deutlich getrennt ausgebildet, regellos verteilt

Tab. 18: Diagnostische Merkmale einiger Gattungen der Familie Microsolenidae KOBY.

Microsolena distefanoi (PREVER, 1909)
Taf. 13, Fig. 5

1909 *Microsaraea distefanoi* : PREVER: 71, Taf. II, Fig. 6, 6a.
? 1936 *Microsaraea distefanoi* PREVER - HACKEMESSER: 46.
1964 *Microsolena distefanoi* (PREVER) - MORYCOWA: 86-87, Taf. XXV, Fig. 2, Taf. XXVI, Fig. 1-2.
1966 *Microsolena distefanoi* (PREVER) - MORYCOWA & LEFELD: 536, Taf. XXXII, Fig. 7.
1974 *Microsolena distefanoi* (PREVER) - TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 101-102, Taf. 11, Fig. 2.
1976 *Microsolena distefanoi* (PREVER) - TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 59, Taf. 17, Fig. 1-2.
1980 *Microsolena distefanoi* (PREVER) - KUZMICHEVA, in CHERNOV et al.: 103, Taf. XXXVIII, Fig. 1a, b.
1984a *Microsolena distefanoi* (PREVER) - SCOTT: 342, Taf. 2, Fig. 9-10.

non 1985 *Microsolena distefanoi* (PREVER) - SIKHARULIDZE: 48, Taf. XXII, Fig. 3a, b.

1985 *Microsolena distefanoi* (PREVER) - GEYER & ROSENDAHL: 167.

1988 *Microsolena distefanoi* (PREVER) - KUZMICHEVA, in ALIEV et al.: 171-172, Taf. VI, Fig. 3a, b.

1992 *Microsolena distefanoi* (PREVER) - TURNŠEK, in TURNŠEK, PLENICAR & ŠRIBAR: 217, Taf. 6, Fig. 4-6.

v 1996 *Microsolena distefanoi* (PREVER) - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 24, Taf. XIV, Fig. 6.

Dimensionen: c-c: (4-) 5-9 mm
s: 26-40
s/mm: 6-8/2

Beschreibung: Die kleine, bis 10 cm große, massivfladige, thamnasterioide Kolonie besitzt meist unregelmäßig angeordnete Korallite. Die Kelche werden durch punktförmig eingesenkte Zentren charakerisiert. Die Septen sind confluent, lateral mit zahlreichen Pennulae besetzt sowie stark und regelmäßig perforiert. Spongiöse Columellarstrukturen sind oft zu erkennen. Wände fehlen; Synaptikel sind häufig. Die Endothek wird von wenigen dünnen Dissepimenten gebildet. Die Mikrostruktur besteht aus zusammengesetzten Trabekeln verschiedener Größe.

Anmerkung: In einer Auflistung gibt LOSER (1994: 55) die Dimensionen für die bislang in der Literatur als *Microsolena distefanoi* beschriebenen Formen an. Die Variationsbreite wird von den meisten Autoren als, *distefanoi*-typisch, groß angegeben. Eine Ausnahme stellt das von SIKHARULIDZE (1985) dokumentierte Stück dar (d: 3-4 mm, s: 26-35). Basierend auf der Originalbeschreibung PREVERS (1909) werden hier jene Exemplare, welche einem Kelchdurchmesser im Bereich von ca. 5-9 mm und eine Septenanzahl um 40 aufweisen, in die Synonymenliste von *Microsolena distefanoi* aufgenommen.

Material: 8 Kolonien im Gesteinsverband (KA2-4b, B1/5; B1/11, B5/14, 24/5; 23C/VIII; 35/XIX; WS 51-B).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk, Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Berrias von Georgien, Ober-Berrias bis Unter-Valangin von Texas und S-Spanien, Unter-Barrême von Turkestan, Barrême von Aserbeidschan und des Kaukasus, Barrême bis Apt der SW-Ukraine, Hauterive bis Unter-Apt der polnischen Karpathen, Barrême bis Unter-Apt von Slowenien, Ober-Apt bis Alb von Italien, Apt und ?Cenoman von Griechenland.

Microsolena kobyi PREVER, 1909
Taf. 13, Fig. 4

* 1909 *Microsolena kobyi* : PREVER: 69-70, Taf. II, Fig. 7, 7a.

1964 *Microsolena* sp. ind. : MORYCOWA: 85-86, Taf. XXVI, Fig. 3a, b.

Dimensionen: c-c: 3,5-5,5mm
s: (24) 26-36
s/mm: 6-7/2

Beschreibung: Die Kolonie ist bis 10 cm groß, massivfolios und thamnasterioid. Diese Art gleicht in ihrer Korallit- und Septalausbildung der vorher beschriebenen, unterscheidet sich jedoch durch den deutlich kleineren Kelchabstand.

Anmerkung: Die Exemplare stimmen mit *Microsolena kobyi*, welche durch einen Kelchdurchmesser von 3-5 mm sowie Septenzahlen von ca. 30-32 charakterisiert wird, sehr gut überein. Dadurch ergeben sich deutliche Abgrenzungen zu *M. distefanoi*, die Kelchdurchmesser von 5-9 mm aufweist. Ferner zeigen die hier beschriebenen Stücke große Ähnlichkeit mit den Formen *M. subexcavata* EGUCHI und *M. kugleri* WELLS, welche jedoch durch deutlich höhere Septenzahlen gekennzeichnet sind. (Gegenüberstellung verschiedener Arten von *Microsolena* LAMOUROUX siehe LOSER 1994).

Material: 10 Kolonien im Gesteinsverband (B0, B1/3, B2, 24/10; 35/IV; 35/VI; 35/XIV-II; 35/XV; 35/XX; UG 10a).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk, Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Barrême bis Unter-Apt der polnischen Karpathen, Ober-Apt bis Alb von Italien.

Microsolena sp.

Verschiedene Exemplare aus dem Profil der Brandenberger Gosau sowie der Lokalität Allgäuer Schrattenkalk liegen nur als Bruchstücke oder in ungünstiger Schnittlage vor, so daß eine artliche Zuordnung nicht möglich ist.

Material: (KA3-11, B1/2, B1/6, B1/7; B3/4, B5/15, BA-5a; B8; 36/I; 48/I).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk, Brandenberger Gosau.

Gattung *Comoseris* D'ORBIGNY, 1849

Typusart: *Pavonia meandrinoides* MICHELIN, 1843

Eine Kurzdiagnose gibt GEYER (1954: 167): „Corallum kolonial, mäandroid; massiv flach bis folios und meist gewölbt; Polypare stehen in Gruppen vereinigt zwischen scharfen oder geraden Hügeln, welche im allgemeinen radial zum Rand des Corallums hinziehen; Septa zahlreich, confluent; Columella klein, spongiös."

Nach RONIEWICZ (1976: 107) stellt diese Gattung eine microsolenid strukturierte Form mit breiten, ungleichmäßigen Serien dar, welche durch sinuose Hügelketten getrennt sind. Sehr bedeutend hält sie auch die Entwicklung von Menianen (Hauptunterscheidungsmerkmal zu *Meandraraea* ÉTALLON) sowie das Auftreten von großen Poren und kräftigen Dissepimenten (= Unterschiede zu *Microsolena* LAMOUROUX) (siehe Tab. 18, 19).

Comoseris cf. *minima* BEAUVAIS, 1964
Taf. 14, Fig. 1-3, 6

1888 *Comoseris meandrinoides* (MICHELIN) - KOBY: 405, Taf. 111, Fig. 1-2.

1904 *Comoseris meandrinoides* (MICHELIN) - KOBY: 134, Taf. 18, Fig. 2-3.

* 1964 *Comoseris minima* : BEAUVAIS: 237, Taf. 30, Fig. 5, Taf. 31, Fig. 1.

v 1972 *Comoseris minima* BEAUVAIS - TURNŠEK: 48, 103, Taf. 29, Fig. 1-2.

v 1976 *Comoseris minima* BEAUVAIS - RONIEWICZ: 107, Taf. 34, Fig. 2-3.

1977 *Comoseris minima* BEAUVAIS - RONIEWICZ: 619.

1991 *Comoseris minima* BEAUVAIS - ERRENST: 30-31, Taf. 20, Fig. 3a, b (hier weitere Synonyme).

Dimensionen: d (Serie): 1,8-2,5 mm
c-c (in Serie): 1,5-3 mm
s/mm: (6) 7-9/2 mm
Länge der Serie: 3-9 mm

Beschreibung: Die massige oder abgeflachte Kolonie zeigt uniseriale, sowohl mäandroid als auch parallel verlaufende Korallitreihen. Eigenständige Korallite sind meist undeutlich zu erkennen. Die Septen sind dick, unregelmäßig und grob perforiert sowie confluent bis subconfluent. Lateral besitzen sie Pennulae und kräftige Meniane. Stellenweise kann Anastomosis beobachtet werden. Synaptikel finden sich besonders im Wandbereich, wo sie eine unvollständige Synaptikulothek formen. Die Columella ist spongiös-parietal. Die Endothek besteht aus dünnen, tabulaten Dissepimenten. Die Mikrostruktur besteht aus zusammengesetzten Großtrabekeln.

Anmerkung: Die hier beschriebenen Exemplare unterscheiden sich von (dieser bislang nur aus dem Jura bekannten Art) *Comoseris minima* durch den etwas größeren Kelchabstand sowie durch das eher seltene Vorkommen an Synaptikeln

Material: 6 Kolonien im Gesteinsverband (BA-6d; MAT 214; MAT 217 (2); ME-283; UG-R2; ME-158-B).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Malm von Slowenien und Deutschland, Oxford von Portugal, Frankreich, Schweiz, England, Ober-Oxford bis Kimmeridge von Polen und Rumänien, Kimmeridge von Spanien.

Gattung *Eocomoseris* MELNIKOVA et al., 1993

Typusart: *Eocomoseris ramosa* MELNIKOVA, 1993

Originalbeschreibung aus MELNIKOVA et al. (1993): „Thamnasterioide bis subcerioide Kolonie; Korallite besitzen kleine Dimensionen; Columella monotrabekulär; Radiärelemente biseptal, aus wenigen Trabekeln bestehend und mit kräftigen Menianen ornamentiert; Septeninnenrand mit Pennulae abschließend; Dissepimente lang, zahlreich; Synaptikel balkenartig, selten; formen eine unvollständige Wand; Knospung intra- und intercalicinal."

Diese noch sehr junge Gattung steht in enger Verwandtschaft zu *Comoseris* D'ORBIGNY und *Microsolena* LAMOUROUX (Tab. 18).

Eocomoseris raueni LOSER, 1993

Taf. 14, Fig. 5; Taf. 15, Fig. 1, 2, 4

* 1993 *Eocomoseris raueni* : LOSER, in MELNIKOVA et al.: 7-8, Taf. II, Fig. 1-6.

Dimensionen: d: 2-3,5 mm
c-c: (1,5) 2-3,5 (4,5) mm
s: (18) 20-26
s/mm: 6-8/2

Beschreibung: Die massive, thamnasterioide bis subcerioide Kolonie zeigt regellos verteilte Korallite. Die Costosepten besitzen sehr unregelmäßig auftretende Perforationen. Sie sind in irregulären Systemen und Zyklen entwickelt und lateral mit Pennulae sowie groben Menianen ornamentiert. Bis zu 10 Septen erreichen das Zentrum. Anastomosis kann häufig beobachtet werden. Die Columella ist substyliform bis stark abgeplattet. Wenige Synaptikel treten im Wandbereich, wo sie eine unvollständige Synaptikulothek formen, auf. Subtabulate Dissepimente formen die Endothek. Die Mikrostruktur besteht aus mittelgroßen bis großen Trabekeln.

Material: 2 freigewitterte Kolonien (MAT 38-II; OG 313).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Unter-Cenoman von Deutschland.

Gattung *Hydnophoromeandraraea* MORYCOWA, 1971

Typusart: *Hydnophoromeandraea volzi* MORYCOWA, 1971

Originaldiagnose aus MORYCOWA (1971: 123-124): „Hydnophoroide Kolonie; Serien lang, kontinuierlich; Kelche undeutlich bis leicht abgegrenzt; Collines kurz, isoliert bis mehr oder weniger mit benachbarten verbunden, wodurch ein einziger längerer Collis gebildet wird ...; Collines sind tholiform, bisweilen mit wenig tiefen und schmalen Ambulacra versehen; Septen im allgemeinen confluent oder subconfluent; gleichmäßig perforiert ...; Pennulae verlängert; verlaufen mehr oder weniger parallel zum distalen Septalrand; Innenränder der Septen sind mit trabekulären Loben versehen; Columella schwach, parietal; Wand synaptikulothekal, unvollständig, Synaptikel besonders im Wandbereich auftretend; Endothek besteht aus gebogenen oder horizontalen Dissepimenten; Perithek fehlt im allgemeinen, stellenweise rudimentär; Knospung circummural und intramural terminal ...; die Struktur der Trabekel ist mit der der Microsolenidae identisch."

Hydnophoromeandraraea volzi MORYCOWA, 1971
Taf. 14, Fig. 4

v* 1971 *Hydnophoromeandraraea volzi* : MORYCOWA: 124-125, Taf. XXXIII, Fig. 4, Taf. XXXIV, Fig. 1, Taf. XXXVI, Fig. 2, Text-Fig. 36.

1994 *Hydnophoromeandraraea volzi* MORYCOWA - MASSE & MORYCOWA: 443, Taf. 3, Fig. 1a, b, 2a, b, 3a, b, 4.

Dimensionen: Länge (Collis): 1,5-4 mm
col-col: 2-4 (5) mm
s/mm: 7-8/2

Beschreibung: Die massive, cm bis dm große, mäandro-hydnophoroide Kolonie besitzt meist undeutliche Polypare, welche in langen Serien arrangiert sind. Die Septen sind regelmäßig bis unregelmäßig perforiert und confluent bis subconfluent. Ihre axialen Verlängerungen werden von paliformen Loben gebildet, welche zusammen mit einer ungleichmäßig entwickelten, trabekulären Columella den Zentralbereich füllen. Pennulae sind vorhanden; Synaptikel sind zahlreich, besonders in peripheren Bereichen. Die Wand ist eine sehr unvollständige Synaptikulothek. Dünne, meist tabulate Dissepimente bilden die Endothek. Die Mikrostruktur ist sehr schlecht erhalten. An wenigen Stellen können dicke, zusammengesetzte Trabekel mit 200-240 µm im Durchmesser beobachtet werden.

Anmerkung: *Hydnophoromeandraraea* weist z.T. große Übereinstimmungen mit den Gattungen *Comoseris* D'ORBIGNY, *Meandraraea* ÉTALLON sowie *Meandrophyllia* D'ORBIGNY auf (Tab. 19). Die hier beschriebenen Exemplare unterscheiden sich von *Comoseris* D'ORBIGNY durch das Fehlen einer ausgeprägten Endothek und von *Meandrophyllia* D'ORBIGNY durch das Auftreten von überwiegend undeutlichen Kelchzentren. Unterschiede zur *Meandraraea* ÉTALLON bestehen in der tholiformen Ausbildung der Collines und dem Fehlen von geraden Tälchen mit deutlich getrennten Kelchen.

Material: 7 Kolonien im Gesteinsverband (MAT 217b, MAT 217h; MER-81; WS 51-C; WS 51-E; ME-158-CII; ME-158-HIII).

	Charakteristika	Charakteristika von *Hydnophoromeandraraea* MORYCOWA
Comoseris d'ORBIGNY	Entwicklung einer ausgeprägten Endothek, Korallite in mäandroiden Serien	sehr spärliche Endothek, Korallite hydnophoroid
Meandraraea ÉTALLON	tektiforme Collines, deutlich getrennte Kelche, granular	tholiforme Collines, Kelche undeutlich, pennular
Meandrophyllia d'ORBIGNY	Ausbildung von deutlichen Kelchzentren, granular	undeutliche Kelchzentren, pennular

Tab. 19: *Hydnophoromeandraraea* MORYCOWA im Vergleich mit anderen, sehr ähnlich entwickelten Gattungen.

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Unter-Apt der rumänischen Karpathen, Barrême bis Unter-Apt von Frankreich (Provence).

Familie Latomeandridae ALLOITEAU, 1952

Gattung *Microphyllia* D'ORBIGNY, 1849

Typusart: *Meandrina soemmeringi* MUNSTER, 1829 (Holotyp verschollen)

Gattungsbeschreibung aus BEAUVAIS (1964) anhand des Topotypen der GOLDFUSS'schen Kollektion: „Mäandroide Koloniekoralle; Hügelketten tectiform, hervorragend, unterbrochen ... Knospung intracalicinal ... Tälchen sind tief, mit deutlichen Korallitzentren, welche durch mediane Seriensepten verbunden sind; intercostale Zwischenräume durch synaptikulothekal entstandenes Coenenchym ausgefüllt; keine Holothek; Radiärelemente sind Costosepten, subconfluent, zahlreich, fein, gedrängt, unregelmäßig perforiert, mehr oder weniger anastomosierend; sie sind gerade oder nahe des Zentrums leicht gebogen; ihr distaler Rand ist mit kleinen länglichen oder gleichmäßig geformten Zähnen besetzt; die Septenseitenflächen sind mit synaptikulären Granulae versehen, welche oft zu horizontalen Linien verschmelzen; Synaptikel in der Wandregion auftretend; Columella fehlt; trabekuläre Verlängerungen der axialen Septenenden täuschen eine kleine, parietal-papillöse Columella vor; zwischen Koralliten innerhalb derselben Serie keine Wand, Serien von synaptikulothekaler Wand umgeben."

Microphyllia densecostata SIKHARULIDZE, 1979
Taf. 15, Fig. 3, 5

* 1979 *Microphyllia densecostata* : SIKHARULIDZE: 35-36, Taf. XXII, Fig. 2.

v 1996 *Microphyllia densecostata* SIKHARULIDZE - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 26, Taf. XV, Fig. 4, 5.

Dimensionen: Länge (Serie): bis ca. 20 mm
d (Serie): 1,8 - 2,2 (2,5) mm
c-c (Serie): 2-2,5 (3) mm
s/mm: 20-25/5

Beschreibung: Die massig-massive Kolonie zeigt Polypare in leicht geschwungenen, mäandroiden, tectiformen Kelchreihen. Die Korallite sind häufig deutlich erkennbar. Isolierte oder in Zweiergruppen befindliche Kel-

che können selten beobachtet werden. Die Septen sind dünn, nonconfluent, dichtgedrängt, wenig perforiert und in 3 Ordnungen entwickelt. Anastomosis kann selten beobachtet werden. Älteste Septen reichen weit in das Zentrum. Ihre axialen Enden weisen oft claviforme Verdickungen auf. Septen 2. Ordnung können gleiche Länge aufweisen, sind aber deutlich dünner. Jüngste Septen sind dünn und kurz. Spongiös-parietale Columellarbildungen treten sehr häufig auf. Synaptikel sind selten. Die Endothek wird aus langen, dünnen, tabulaten und subtabulaten Dissepimenten gebildet. Die Wand ist synaptikulothekal (teilweise ? septothekal). Die Mikrostruktur ist schlecht erhalten. Selten sind einfache Trabekel zu finden.

Material: 2 Kolonien im Gesteinsverband (MAT-25; BA-7c).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Apt von Griechenland, Alb von Georgien.

Gattung *Latiastraea* Beauvais, 1964

Typusart: *Latiastraea foulassensis* Beauvais, 1964

Originaldiagnose aus Beauvais (1964: 254-256): „Cerioide Koloniekoralle; Korallite polygonal, länglich; manchmal aus (höchstens) zwei Korallitzentren bestehend; keine Tal-Seriensepten; Knospung intracalicinal, einfach; die Radiärelemente sind non- oder subconfluente Costosepten, wenig perforiert; Perforationen unregelmäßig verstreut; zwischen die älteren Septen schalten sich jüngere, welche rudimentär oder verkümmert bleiben; Septenseitenflächen sind mit großen spiniformen Granulae besetzt; der distale Rand ist mit kleinen, regelmäßig entwickelten, gerundeten Zähnen versehen; wenige Synaptikel finden sich nahe des distalen Randes; ... Columella parietal-spongiös; Endothek ist kaum entwickelt; Wand sowohl synaptikulothekal als auch septothekal."

Latiastraea kaufmanni (Koby, 1897)
Taf. 13, Fig. 2

* 1897 *Latimeandra kaufmanni* : Koby: 45-46, Taf. XI, Fig. 1-2.
1914 *Latimeandra kaufmanni* Koby - Felix: 39.
1953 *Latimeandra kaufmanni* Koby - Sucic: 104, Taf. 1, Fig. 4.
? 1971 *Latiastraea* sp. : Morycowa: 94-95, Taf. XXIX, Fig. 5.
1981 *Latiastraea kaufmanni* (Koby) - Turnšek & Mihajlovic: 30, Taf. 30, Fig. 1-5, Taf. 31, Fig. 1-3.
1995 *Latiastraea kaufmanni* (Koby) - Loser: 50.
v 1996 *Latiastraea* cf. *kaufmanni* (Koby) - Baron-Szabo, in Baron-Szabo & Steuber: 25, Taf. XV, Fig. 1, 2.
v 1996 *Latiastraea kaufmanni* (Koby) - Wilmsen: 360, Taf. III, Fig. 5, 6.

Dimensionen: d: 6-8 (9) mm
c-c: (4) 5-10 mm
s: 32-46
s/mm: 5-7/2

Beschreibung: Die ca. 10 cm große, massiv-cerioide Kolonie besitzt mono- bis dizentrische Korallite. Die Costosepten sind gerade, non- bis subconfluent oder confluent, teilweise anastomosierend sowie wenig und unregelmäßig perforiert. Lateral besitzen sie feine bis grobe, spiniforme Granulae. Besonders die axialen Bereiche der Septen werden durch Perforation geprägt. Die Columella ist spongiös-parietal, meist kräftig entwickelt. Vereinzelt finden sich Synaptikel und Pennulae. Die Wand ist vorwiegend synaptikulothekal, stellenweise septothekal. Die Endothek ist spärlich entwickelt und besteht aus feinen, subtabulaten Dissepimenten. Die Mikrostruktur ist kaum erhalten. Selten können zusammengesetzte, mittelgroße Trabekel beobachtet werden.

Anmerkung: Die von Morycowa (1971) als *Latiastraea* sp. beschriebene Form stimmt mit den Dimensionen und der Ausbildung der Skelettelemente mit den hier dokumentierten Exemplaren gut überein, weist jedoch deutlich mehr Septen auf (bis 68). Ähnlich verhält es sich mit der kretazischen Art *Latiastraea goldfussi* (Koby), welche allerdings eine noch höhere Septenanzahl besitzt (bis ca. 80).

Übereinstimmungen mit der aus dem Oberjura bekannten Form *Latiastraea foulassensis* Beauvais, 1964 ergeben sich durch die identischen Dimensionen der Skelettelemente sowie durch das Auftreten einer gut entwickelten spongiösen Columella. Das Unterscheidungsmerkmal stellt das Fehlen confluenter Septen bei *L. foulassensis* dar.

Material: 3 Kolonien im Gesteinsverband (BA-8b-I; ME 283; HD 252f.).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk.

Weitere Vorkommen: Urgon der Schweiz, Barrême bis Unter-Apt von Serbien und ? der rumänischen Karpathen, Apt von Griechenland.

Gattung *Dimorphastraea* d'Orbigny, 1849

Typusart: *Dimorphastraea grandiflora* Fromentel, 1857

Synonyme: *Dimorphastraea* d'Orbigny, 1849; *Dimorphoseris* Duncan, 1872; *Protoseris* Felix, 1903; *Leptophyllastraea* Oppenheim, 1930; weitere Synonyme siehe Beauvais (1982, Bd. II: 77).

Eine überarbeitete Gattungsdiagnose gibt Beauvais (1982, Bd. II: 77): „Massive, thamnasterioide Kolonie; Vermehrung durch circumorale Knospung, welche von einer perithekalen, intracalicinalen Knospung gefolgt werden kann. Dadurch entsteht eine Kolonie mit Zentralkoralliten, welche von kleineren Koralliten, in konzentrischer Serie angeordnet, umringt wird. Die radiären Elemente sind biseptal mit wenigen, unregelmäßig verstreuten Perforationen, welche aber zum Septeninnenrand häufiger auftreten. Der distale Septenrand ist mit großen, rundlichen Zähnen besetzt, fast senkrecht stehend. Die Septenseitenflächen sind mit isolierten und in sehr langen Reihen angeordneten Granulae besetzt. Diese Reihen verlaufen parallel zum distalen Rand der Septen. Die Synaptikel sind einfach und zusammengesetzt. Die Columella ist schwach entwickelt, in den peripheren

Polyparen oft zu einer stengeligen Achse reduziert. Keine Wand zwischen den Polyparen ..."

Dimorphastraea glomerata REUSS, 1854
Taf. 1, Fig. 2, 4, 6

1854 *Dimorphastraea glomerata* : REUSS: 116, Taf. XIV, Fig. 12.
v 1903 *Dimorphastraea glomerata* REUSS - FELIX: 213.
1914 *Dimorphastraea glomerata* REUSS - FELIX, pars 7: 200.
1930 *Dimorphastraea glomerata* REUSS - OPPENHEIM: 188, Taf. XXXVI, Fig. 11, non Taf. IX, Fig. 1, 3, Taf. XXVI, Fig. 7.
1937 *Dimorphastraea glomerata* REUSS - BATALLER: 203.
v 1982 *Dimorphastraea glomerata* REUSS - BEAUVAIS, Bd. II: 85-86, Taf. XXXI, Fig. 1.

Dimensionen: c-c (in Serie): 5-10 (12) mm
c-c (zwischen den Serien): 10-15 (18) mm
s/mm: 7-10/5
s (Mutterkorallit): 100-200

Beschreibung: Die bis 20 cm große, massive, thamnasterioide Kolonie besitzt konzentrisch um einen Mutterkorallit angeordnete Tochterkorallite. Die confluenten, grob und regelmäßig perforierten Septen sind lang und geschwungen. Ihre Seitenflächen sind mit zahlreichen Granulae und Pennulae bestückt. Letztere können zu Meniane verschmelzen. Die Columella ist spongiös-parietal. Eine Wand fehlt. Synaptikel treten unregelmäßig verteilt auf. Die Endothek besteht aus zahlreichen, dünnen, tabulaten Dissepimenten. Die Mikrostruktur ist schlecht erhalten. Stellenweise können mittelgroße bis große Trabekel beobachtet werden.

Anmerkung: Da der Holotyp von *Dimorphastraea glomerata* REUSS verschollen ist, wählte BEAUVAIS (1982) aus der REUSS´schen Kollektion einen Neotypen. Die hier beschriebenen Exemplare stimmen mit diesem Neotypen sehr gut überein.

Untersuchungen durch BEAUVAIS (1982, Bd. II: 86) ergaben, daß einige der von OPPENHEIM (1930) in diese Gruppe gereihten Exemplare große Unterschiede zu *Dimorphastraea glomerata* REUSS aufweisen. So stellte er fest, daß ein Teil dieser Formen *Dimorphastraea sulcosa* REUSS zuzuordnen seien (OPPENHEIM, 1930: 188, Taf. IX, Fig. 1, Taf. XXVI, Fig. 7), andere Stücke Vertreter von *Koilomorpha asperrima* (REUSS) darstellen (OPPENHEIM, 1930: 188, Taf. IX, Fig. 3).

Material: 2 freigewitterte Kolonien (KA3-9; KA-H).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: weitere Gosau-Lokalitäten (Nef-, Zimmer- und Scharergraben), Santon von Spanien.

Gattung *Fungiastraea* ALLOITEAU, 1952

Typusart: *Astraea laganum* MICHELIN, 1841

Synonyme: *Thamnastraea* BLAINVILLE, 1830 partim; *Synastraea* D´ORBIGNY, 1849 partim; *Thamnastraea* REUSS, 1854 partim; *Centrastraea* FROMENTEL, 1858-61, partim; *Thamnastraea* KOBY, 1904-05 partim; *Centrastraea* ALLOITEAU 1941 partim; weitere Synonyme siehe M. BEAUVAIS (1982, Bd. II: 72).

Thamnasterioide Kolonie; Korallite in Reihe angeordnet und durch lange confluente Septenbündel verbunden; Septen wenig perforiert; Columella spongiös. In einer Gegenüberstellung mit der sehr ähnlichen Form *Thamnoseris* ÉTALLON, 1864 stellt RONIEWICZ (1979) weitere Charakteristika von *Fungiastraea* fest: „Kolonie lamellar; Septen erscheinen an der Kolonieoberfläche lang und geschwungen; Ausbildung einer papillösen Columella möglich; vesikuläre Endothek; Vermehrung extracalicinal-marginal (in den peripheren Koloniebereichen) und intratentakulär (im Koloniezentrum)." Ein wichtiges Merkmal stellt das Auftreten von Pennulae dar.

Fungiastraea exigua (REUSS, 1854)
Taf. 16, Fig. 5, 6

v* 1854 *Thamnastraea exigua* : REUSS: 119, Taf. 18, Fig. 5-6.
1857 *Thamnastraea exigua* REUSS - MILNE-EDWARDS & HAIME, Bd. II: 556.
v 1903 *Thamnastraea exigua* REUSS - FELIX: 209-210, Text-Fig. 15.
1911 *Thamnastraea exigua* REUSS - TRAUTH: 69, Taf. 3, Fig. 3.
1930 *Synastraea exigua* (REUSS) - OPPENHEIM: 166, Taf. 31, Fig. 12,a.
1971 *Fungiastraea* aff. *exigua* (REUSS) - MORYCOWA: 111-112, Taf. 28. Fig. 2.
v 1993 *Fungiastraea* cf. *exigua* (REUSS) - BARON-SZABO: 162, Taf. 4, Fig. 3a, b.

Dimensionen: c-c: 3-5 (-6) mm
s: bis ca. 35
s/mm: 7-10/2

Beschreibung: Die bis 10 cm große, thamnasterioide Kolonie ist fladig bis inkrustierend ausgebildet. Die Kelche besitzen einen runden bis polygonalen Querschnitt und sind in Reihe angeordnet. Die Septen sind subkompakt, confluent und mit lateralen Granulae sowie Pennulae besetzt. Die Columella ist spongio-papillös. Synaptikel treten unregelmäßig verteilt auf. Die Endothek besteht aus tabulaten bis leicht gebogenen Dissepimenten. Die Mikrostruktur ist nicht erhalten.

Material: 1 kleine herausgewitterte Kolonie (KA-B), 3 kleine Kolonien im angeschliffenen Gesteinsverband (KA0-2, KA3-10; 35/XIV-I).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Unter-Apt von Rumänien, Apt-Alb von N-Spanien, Santon-Campan weiterer Gosau-Lokalitäten (Pass Gschütt und Zimmergraben, Russbach, Scharergraben bei Piesting), Senon der Tschechischen Republik.

Fungiastraea crespoi (FELIX, 1891)
Taf. 16, Fig. 3

* 1891 *Thamnastraea crespoi* : FELIX: 146, Taf. 22, Fig. 5.
1963 *Thamnastraea crespoi* FELIX - REYEROS: 4, Taf. 1, Fig. 1, 4.
1994 *Fungiastraea crespoi* (FELIX) - LOSER: 66-68, Taf. 9, Fig. 4, Taf. 11, Fig. 8, 9.
v 1996 *Fungiastraea crespoi* (FELIX) - BARON-SZABO, in BARON-SZABO & STEUBER: 27, Taf. XVI, Fig. 2, 3.

Dimensionen: c-c: (3) 4-8 mm
s: (20) 24-35 (44)
s/mm: 6/2

Beschreibung: Die bis ca. 5 cm große, fladige, thamnasterioide Kolonie besitzt relativ dicht in Reihe angeordneten Korallitzentren. In Bereichen reger intratentakulärer Knospungstätigkeit beträgt die Entfernung der Zentren deutlich weniger als 3 mm. Die einzelnen Korallitreihen sind durch lange, confluente Septenbündel verbunden. Die Septen erscheinen unregelmäßig perforiert und sind lateral mit kleinen isolierten Granulae und Pennulae besetzt. Synaptikel sind vorhanden. Die Endothek besteht aus feinen, gebogenen Dissepimenten. Die Mikrostruktur ist schlecht erhalten. Stellenweise können zusammengesetzte Großtrabekel beobachtet werden.

Anmerkung: Eine sehr ähnliche Form stellt *Fungiastraea subtilis* ELIÁŠOVÁ & RONIEWICZ, 1990, in ELIÁŠOVA, 1990 aus dem Unter-Kimmeridge der rumänischen Karpathen sowie aus Oberjura-Unterkreide der Tschechischen Republik dar. Diese weist aber die doppelte Anzahl an Septen auf.

Material: 1 herausgewitterte Kolonie (KA2-3), 3 Kolonien im Gesteinsverband (BA-4a; B6/9; B1/12).

Vorkommen: Allgäuer Schrattenkalk, Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Neokom bis Apt von Mexico, Apt von Griechenland, Unter-Cenoman von NW-Deutschland (Kassenberg).

Fungiastraea sp.

In verschiedenen An- und Dünnschliffen von Proben der Brandenberger Gosau finden sich Exemplare von *Fungiastraea* in unzureichender Erhaltung oder ungünstiger Schnittlage.

Material: (B1/16; 23A/X; 23C/XVII).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Gattung *Thamnoseris* FROMENTEL, 1861

Typusart: *Thamnoseris incrustans* FROMENTEL, 1861

Nach RONIEWICZ (1979) stellt *Thamnoseris* ÉTALLON eine sehr „vernachlässigte" Gattung dar, deren Vertreter häufig irrtümlicherweise zu *Fungiastraea, Thamnasteria* oder *Kobyastraea* gestellt worden sind. Sie führt dies auf die Originalbeschreibungen KOBYS (1887, 1889, 1905) zurück, welche sich fast ausschließlich auf die Darstellung äußerer Merkmale beschränken. Während VAUGHAN & WELLS (1943) diese Gattung als ein Synonym von *Thamnasteria* LESAUVAGE betrachteten, gibt BEAUVAIS (1964) anhand der Beschreibung von *Th. frotei* ETALLON erste genauere Informationen zu dieser Gattung.

Eine erweiterte Diagnose wurde von RONIEWICZ (1979) erstellt: "thamnasterioide bis cerioide Kolonie; Costosepten unregelmäßig perforiert, confluent, anastomos; trabekuläre Loben bilden eine papillöse Columella; Endothek vesikulär; Synaptikel im allgemeinen entwickelt; Entwicklung von Trabekeln mit abgeflachten lateralen Auswüchsen; Vermehrung extratentakulär." (vgl. auch Beschreibung der *Fungiastraea*).

Anmerkung: Nach ALLOITEAU (1957) stellt *Thamnoseris frotei* ÉTALLON, 1864 und nicht die von FROMENTEL (1861) beschriebene Form *Th. incrustans*, die Typusart von *Thamnoseris* dar. Er begründet dies mit nicht verfügbaren Abbildungen in der Arbeit FROMENTELS. Da jedoch gemäß der INTERNATIONALEN KOMMISSION FUR ZOOLOGISCHE NOMENKLATUR (1985: Artikel 12a) die Anforderungen für die Validität einer Typusart bereits mit der Beschreibung erfüllt sind, hat hier die ältere, von FROMENTEL dargestellte Form Priorität (vgl. auch LOSER, 1994: 43).

Thamnoseris arborescens FELIX, 1891
Taf. 16, Fig. 2, 4

* 1891 *Thamnoseris arborescens* : FELIX: 152, Taf. XXV, Fig. 11, 11a, 15.
1914 *Thamnoseris arborescens* FELIX - FELIX: 45.
non v 1944 *Actinaraea arborescens* (FELIX) - WELLS: 440, Taf. 72, Fig. 1-5, Taf. 74, Fig. 1.
1966 *Thamnoseris* cf. *arborescens* FELIX - KUZMICHEVA: 61.
v 1971 ?*Thamnoseris carpathica* : MORYCOWA: 106-108, Taf. XXVIII; Fig. 32.
1972 *Thamnoseris* cf. *arborescens* FELIX - KUZMICHEVA: 116.
1981 *Thamnoseris carpathica* MORYCOWA - TURNŠEK, in TURNŠEK & MIHAJLOVIC: 29, Taf. 31, Fig. 4, 5.

Dimensionen: d: 2-3,5 (4) mm
c-c: 2-4 (5) mm
s: bis ca. 30, entsprechend der Knospungstadien kann die Septenzahl 40 übersteigen
s/mm: 6-7/2

Beschreibung: Die thamnasterioide bis subcerioide Kolonie zeigt polygonale Korallite. Die Knospung ist hauptsächlich extratentakulär-marginal, aber auch extratentakulär. Die Polypare sind stellenweise in kurzen monozentrischen Serien angeordnet. Die Costosepten sind confluent, selten subconfluent und besonders im peripheren Bereich perforiert. Ihre axialen Enden sind verdickt und stehen mit der parietal-papillösen Columella in Verbindung. Lateral besitzen sie Granulae unterschiedlicher Form und Größe. Anastomosis tritt in unterschiedlicher Häufigkeit auf. Bevorzugt im axialen Bereich stehen die Septen durch zahlreiche Dissepimente in Verbindung, wodurch z.T. weitere Anastomosis vorgetäuscht werden kann. Synaptikel treten unregelmäßig verteilt auf und bilden eine unvollständige Synaptikulothek. Die Endothek besteht aus vesikulären Dissepimenten. Die Mikrostruktur zeigt die Entwicklung von zusammengesetzten mittelgroßen und großen Trabekeln.

Anmerkung: WELLS (1944) vertritt die Auffassung, daß das von FELIX (1891) beschriebene Exemplar zu *Actinaraea* D´ORBIGNY zu stellen sei. Aus der Beschreibung von *Th. arborescens* geht jedoch hervor, daß das von FELIX dokumentierte Stück eine *Thamnoseris* FROMENTEL darstellt. Bei der WELLS´schen Form handelt es sich um eine *Actinaraea*.

Daher wird hier die ursprüngliche Zuordnung beibehalten und diese beiden Exemplare als nicht synonym betrachtet.

Material: 3 herausgewitterte Stöcke (KA-D, KA-T, KA-U); 6 Kolonien im Gesteinsverband (KA3-4, KA-I; 23A/I; 23C/XIII; 24/1-8; 38/III).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Neokom bis Apt von Mexiko, Hauterive der Krim, Barrême bis Unter-Apt von Serbien, Unter-Apt der rumänischen Karpathen.

Thamnoseris morchella (REUSS, 1854)
Taf. 16, Fig. 1

· 1854 *Latomeandra morchella* : REUSS: 107, Taf. XXI; Fig. 9-10.
1857 *Isastraea morchella* (REUSS) - MILNE-EDWARDS & HAIME: 534.
1873 *Isastraea morchella* (REUSS) - STOLICZKA: 36-37, Taf. 7, Fig. 7-8.
v 1903 *Latimeandraraea morchella* (REUSS) - FELIX: 217.
v 1932 *Complexastraea* (?) *glenrosensis* : WELLS: 246, Taf. 35, Fig. 6, Taf. 38, Fig. 4.
1957 *Brachyseris morchella* (REUSS) - ALLOITEAU: 309-310.
1976 *Thamnoseris morchella* (REUSS) - TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 61, 82, Taf. 19, Fig. 1-3.

Dimensionen: d: 3,5-5 mm
c-c: (4,5) 5-7 mm
s: 30-36, im späten Knospungsstadium auch über 40
s/mm: 5-6/2

Beschreibung: Die wenige cm große, thamnasterioide bis subcerioide Kolonie besitzt irregulär verteilte Korallite. Sämtliche Skelettstrukturen sind wie bei der zuvor beschriebenen Form entwickelt. Die Unterschiede zu ihr bestehen in dem Auftreten größerer Dimensionen.

Anmerkung: *Complexastraea* (?) *glenrosensis* WELLS, 1932 weist folgende Kriterien auf, die für eine Zuordnung zu *Thamnoseris morchella* sprechen: Thamnasterioide bis cerioide Kolonie, confluente, poröse Septen, Anastomosis, innere Septenenden zerfallen zu trabekulären Loben, spongiös-papillöse Columella, Auftreten von Synaptikeln.

Material: 3 Kolonien im Gesteinsverband (23A/IV; 24/4; 36/II).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Unterkreide von Slowenien (resedimentiert in senonischer Brekzie), Mittel-Alb von Texas, Turon von Indien, weitere Gosau-Lokalitäten (Nef-, Ronto- und Scheidegraben).

Thamnoseris sp.

Im Profil Brandenberger Gosau finden sich kleinere Exemplare dieser Gattung in ungünstiger Schnittlage, so daß eine genauere Zuordnung nicht möglich ist.

Material: (23A/III; 24/9; 36/IX).

Unterklasse Octocorallia HAECKEL, 1866

Ordnung Coenothecalia BOUNE, 1900

Familie Helioporidae MOSELEY, 1876

Gattung *Pseudopolytremacis* MORYCOWA, 1971

Typusart: *Pseudopolytremacis spinoseptata* MORYCOWA, 1971

Zusammenfassende Originaldiagnose nach MORYCOWA (1971: 134 ff.): „Kolonie in zwei Modifikationen auftretend: 1) Tuben kreisrund, 2) Tuben etwas länglich; calicinale Tuben lang, mit Böden, welche im allgemeinen subhorizontal, aber auch konvex oder konkav sind; Wand der Tuben aus der Verknüpfung trabekulärer Verlängerungen gebildet; Radiärelemente sind dornenartig entwickelte Pseudosepten, aus zwei bis vier kleinen Kalzifikationszentren bestehend; die vertikal angeordneten Trabekel sind deutlich segmentiert. Diese Segmente, welche Kalzifikationszentren aufweisen, erinnern an die Sklerodermite der Hexacorallia. Die Struktur, die die Kalzifikationszentren umgibt, ist fibrogranulös. Die Fibren sind fein, kurz, mehr oder weniger radiär und zugleich auch konzentrisch (Wachstumslinie) um das Zentrum angeordnet.

Pseudopolytremacis ist mit der Gattung *Polytremacis* D'ORBIGNY fast identisch. Der gattungsspezifische Unterschied besteht in der Entwicklung von septalen Dornen bei *Pseudopolytremacis*, welche im Querschnitt wie den Septen vorgelagerte paliforme Lappen erscheinen. Weitere eng verwandte Gattungen sind *Heliopora, Proheliopora* und *Parapolytremacis.* Eine Gegenüberstellung und Abgrenzung dieser Gruppen gibt LOSER (1993: 211-220).

Pseudopolytremacis cf. *spinoseptata* MORYCOWA, 1971
Taf. 15, Fig. 6

· 1971 *Pseudopolytremacis spinoseptata* : MORYCOWA: 140, Taf. XXXIX, Fig. 1, Taf. XL, Fig. 2, Text-Fig. 42.
1974 *Pseudopolytremacis spinoseptata* MORYCOWA - TURNŠEK, in TURNŠEK & BUSER: 25, Taf. 14, Fig. 3.
1977 *Pseudopolytremacis spinoseptata* MORYCOWA - MORYCOWA: 20, Taf. III, Fig. 5, Taf. IV, Fig. 6-8.
1993 *Pseudopolytremacis spinoseptata* MORYCOWA - LOSER: 213-213, Text-Fig. 2, 3, 4.2, 4.4-4.6.
1994 *Pseudopolytremacis spinoseptata* MORYCOWA - LOSER: 76, Taf. 9, Fig. 6, Text-Fig. 62, 63.

Dimensionen:	d: 0,8-1,0 mm
innerhalb der Kelchgruppen:	c-c: 1,8-2,5 mm
Entfernung der Kelchgruppen:	(4) 6-10 (12) mm
	s: 11-18 (20)
	Tuben/mm^2: 36

Beschreibung: Die wenige cm große, massive bis inkrustierende Kolonie besitzt eine granulierte Oberfläche. Die Kolonie zeigt eine Entwicklung von multicolumnarem Wachstum, wobei es auf den einzelnen Erhebungen zu Ansammlungen von Kelchen kommt. Der Abstand der Kelche innerhalb dieser Kelchgruppen beträgt den *spinoseptata*-typischen Wert von bis zu 2,5 mm. Der Abstand zwischen den Kelchgruppen ist jedoch erheblich größer (bis 12 mm). Die Kelche sind klein, durch ein vermiculates Exoskelett ver-

bunden und gut gerundet, teilweise aber auch leicht ausgelängt. Von den kurzen und schmalen Septen gehen kräftige, dornenartige Verlängerungen aus, die im Querschnitt fast wie Pali-artige Loben erscheinen. Die Tuben des Exoskeletts besitzen einen rundlichen bis unregelmäßig ovalen Durchmesser. Jeder Kelch wird von einem konzentrisch angeordneten Tubenring umgeben. Ansonsten erscheinen die Tuben regellos verteilt. Die gut entwickelte Endothek besteht aus subtabulaten Böden.

Anmerkung: Da die Kelche in voneinander z.T. recht entfernten Kelchgruppen angeordnet sind und dadurch der Kelchabstand einen *P. spinoseptata*-untypisch hohen Wert erhalten kann, erfolgt die artliche Zuweisung unter Vorbehalt.

Material: 4 Kolonien im Gesteinsverband (B3/5; B4/8; 36/X; 48/XVI).

Vorkommen: Brandenberger Gosau.

Weitere Vorkommen: Barrême-Apt von Slowenien, Unter-Apt von Rumänien, Cenoman von Deutschland.

6. LITERATUR

ABBOTT, B. M. (1974): Flume studies on the stability of model corals as an aid to quantitative palaeoecology. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **15**: 1-27; Amsterdam.

– – (1975): Implications for the fossil record of modern carbonate bank corals. - Bull. Geol. Soc. Amer., **86**: 203-204; New York.

ABDEL-GAWAD, G. J. & GAMEIL, M. (1995): Cretaceous and Paleocene coral faunas in Egypt and Greece. - Coral Res. Bull., **4**: 1-36; Dresden.

ALLEN, J. R. & WELLS, J. W. (1962): Holocene coral banks and subsidence in the Niger Delta. - J. Geol., 70 (4): 381-397; Chicago.

ALLOITEAU, J. (1941): Révision de Collection H. Michelin. Polypiers d´Anthozoaires, I. Crétacé. - Mém. Mus. nat. Hist. Nat., n.s., **16** (1): 1-110; Paris.

– – (1948): Polypiers des couches albiennes à grandes Trigonies de Padern (Aude). - Bull. Soc. géol. France, sér. 5, **18**: 699-738; Paris

– – (1951): Coralliaires. - In: COLLIGNON, M. (ed.): Faune maestrichtienne de la cote d´Ambatry (province de Betioky). - Ann. géol. Serv. Min. Madagascar, **19**: 47-49; Tananarive.

– – (1952): Madreporaires post-paléozoiques - in: PIVETEAU, J., Traité de Paléontologie, Bd. 1: 539-684; Paris (Masson).

– – (1957): Contribution à la systématique des Madréporaires fossiles. - Thèse C.N.R.S., 1-462; Paris.

– – (1958): Monographie des Madréporaires fossiles de Madagascar. - Ann. Géol. Madagascar, **25**: 1-118; Paris.

– – (1960): Sur le genre *Clausastraea*. - Ann. Paléont. (Invert.), **46**: 3-46; Paris.

ANGELIS D´OSSAT, G. de (1905a): Coralli del Cretacico inferiore della Catalogna. - Palaeont. Ital., **11**: 169 - 251; Pisa.

– – (1905b): I coralli del calcare di Venassimo (isola di Capri).- Atti R. Accad. Sci. fis. matem. Napoli (2), **12** (16): 1-45; Napoli.

ATKINSON, M. J. (1996): Factors controlling nutrient uptake. - 8th Int. Coral Reef Symp., Abstracts: 9; Panama.

ATKINSON, M. J., CARLSON, B. & CROW, G. L. (1995): Coral growth in high-nutrient, low-pH seawater: a case study of corals cultured at Waikiki Aquarium, Honolulu, Hawaii. - Coral Reefs, **41**: 215-223; Berlin.

AYUKAI, T. (1995): Retention of phytoplankton and planktonic microbes on coral reefs within the Great Barrier Reef, Australia. - Coral Reefs, **14**: 141-147; Berlin.

BARNES, D. J. (1973): Growth in colonial scleractinians. - Bull. mar. Sci., **23** (2): 280-298; Miami.

BARON-SZABO, R. C. (1993): Korallen der höheren Unterkreide („Urgon") von Nordspanien (Playa de Laga, Prov. Guernica).- Berliner geowiss. Abh., (E) **9**: 147-181; Berlin.

– – (1994): Palökologie von nordspanischen Korallen des Urgon (Playa de Laga, Prov. Guernica, N-Spanien). - Berliner geowiss. Abh., (E) **13**: 441-451; Berlin.

BARON-SZABO, R. C. & BERTLING, M. (1995): *Pseudocoenia* vs. *Adelocoenia* - towards a taxonomical clarification. - Fossil Cnidaria & Porifera Newsletter, **24** (2): 70; Münster.

– – (1996): Justification of neotypes within stylinid genera. - Fossil Cnidaria & Porifera Newsletter, **25** (2): 31-32; Münster.

BARON-SZABO, R. C. & FERNANDEZ-MENDIOLA, P. A. (1997): Cretaceous scleractinian corals from Cabo Ajo (Albian, Cantabria Province, N-Spain). - Paläont. Z., **71** (1/2): 35-50; Stuttgart.

BARON-SZABO, R. C. & STEUBER, TH. (1996): Korallen und Rudisten aus dem Apt im tertiären Flysch des Parnass-Gebirges bei Delphi-Arachowa (Mittelgriechenland). - Berliner geowiss. Abh., (E) **18**: 3-75; Berlin.

BARRON, E. J. (1987): Global Cretaceous paleogeography - international geologic correlation program project 191*. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **59**: 207-214; Amsterdam.

BATALLER, J. R. (1937): La fauna corallina del Cretacic de Catalunya i regions limitrofes. - Arxius Esc. Sup. Agric., **3** (1): 1-299; Barcelona.

BEAUVAIS, L. (1964): Etude stratigraphique des formations à madréporaires du Jurassique supérieur du Jura et de l'est du Bassin du Paris. - Mém. Soc. géol. France, N.S., **100**: 1-287; Paris.

– – (1970): Donnés nouvelles sur le sous-ordre Amphiastraeida ALLOITEAU. - C. R. Acad. Sci. Paris, **271**: 34-37; Paris.

– – (1974): Studies upon the characters of the suborder Amphiastraeida ALLOITEAU. - Drevnye Cnidaria, Inst. Nauka, **1**: 238-248; Novosibirsk.

– – (1981): Sur la taxonomie des Madréporaires mésozoiques. - Acta Palaeont. Polon., **25** (3-4): 345-360; Warszawa.

– – (1986): Monographie des Madréporaires du Jurassique inférieur du Maroc. - Palaeontographica A, **194**: 1-68; Stuttgart.

– – (1994): Sur le genre *Heliocoenia* ÉTALLON, Scléractiniaire mésozoique. - Eclogae geol. Helv., **87** (3): 869-893; Basel.

BEAUVAIS, L. & BEAUVAIS, M. (1975): Une nouvelle famille dans le sous-ordre des *Stylinida* ALL.: les *Agatheliidae* nov. fam. (Madréporaires mésozoiques). - Bull. Soc. géol. France, XVII, **4**: 576-581; Paris.

BEAUVAIS, M. (1982): Révision systématique des Madréporaires des couches de Gosau (Crétacé supérieur, Autriche). - Trav. Lab. Paléont. Invert., Bände I-V; Paris.

BENDUKIDZE, N. S. (1961): Kizuceniju niznemelovih korallov Krima. - Tr. Geol. Inst. An. gruz. SSR, Geol. ser., **12** (17): 5-40; Tbilisi.

BERGNER, H. D., GEBHARD, G. & WIEDMANN, J. (1982): Kondensationserscheinungen in der marokkanischen und alpinen Mittelkreide (Apt, Alb). - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **165** (1): 102-124; Stuttgart.

BERTLING, M. (1993a): Riffkorallen im norddeutschen Malm - Taxonomie, Okologie, Verteilung. - Palaeontographica A, **226** (4-6): 77-123; Stuttgart.

– – (1993b): Ecology and distribution of the Late Jurassic Scleractinian *Thamnasteria concinna* (GOLDFUSS) in Europe. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **105**: 311-335; Amsterdam.

BLAINVILLE, H. M. (1830): Zoophytes. - In: J. L. M. DEFRANCE (ed.): Dictionaire des sciences naturelles, **60**: 1-546; Paris.

BOLLINGER, D. (1988): Die Entwicklung des distalen osthelvetischen Schelfes im Barrêmian und Früh-Aptian. Drusberg-, Mittagsspitz- und Schrattenkalk-Fm. im Vorarlberg und Allgäu. - Mitt. Geol. Inst. ETH u. Univ. Zürich, N. F., **259 a**: 1-136; Zürich.

BOHM, F. (1992): Mikrofazies und Ablagerungsmilieu des Lias und Dogger der Nordöstlichen Kalkalpen. - Erlanger geol. Abh., **121**: 57-217; Erlangen.

BOSELLINI, F. R. & RUSSO, A. (1988): The Oligocene *Actinacis* coral community of the Southern Alps (Italy): Temperature vs. terrigenous control. - Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Australia, **3**: 385-391; Brisbane.

BUTT, A. (1981): Depositional environments of the Upper Cretaceous rocks in the northern part of the Eastern Alps. - Cushman Found. Foraminiferal Res., Spec. Publ., **20**: 1-81; Washington.

CAMOIN, G., BERNET-ROLLANDE, M. C. & PHILIP, J. (1988): Rudist-coral frameworks associated with submarine volcanism in the Maastrichtian of the Pachino area (Silicy). - Sedimentology, **35**: 123-138; London.

CARBONE, F. & SIRNA, G. (1981): Upper Cretaceous reef models from Rocca di Cave and adjacent areas in Latium, Central Italy. - In: TOOMEY, D. F. (ed.): European Fossil Reef Models. - SEPM Spec. Publ., **30**: 427-445; Tulsa.

CHAMBERLAIN, J. A. & GRAUS, R. R. (1975): Water flow and hydromechanical adaptations of branched reef corals. - Bull. mar. Sci., **25** (1): 112-125; Miami.

CHANNELL, J. E. T., BRANDNER, R., SPIELER, A. & STONER, J. S. (1992): Paleomagnetism and paleogeography of the Northern Calcareous Alps (Austria). - Tectonics, **11**: 792-810; Washington.

CHAPPELL, J. (1980): Coral morphology, diversity and reef growth. - Nature, **286**: 249-252; London.

CHEVALIER, J. P. (1971): Les Scléractiniaires de la Mélanesie Française, Première Partie. -Exp. Française récifs corall. Nouvelle Calédonie, **5**: 1-307; Paris.

CLAVEL, B., CHAROLLAIS, J. & BUSNARDO, R. (1987): Données biostratigraphiques nouvelles sur l'apparition des faciès urgoniens du Jura au Vercors. - Eclogae Geol. Helv., **80** (1): 59-68, Basel.

COATES, A. G. (1977): Jamaican Cretaceous coral assemblages and their relationship to rudist frameworks. - Mém. Bur. Rech. Géol. Min., **89**: 336-341; Paris.

COATES, A. G. & JACKSON, J. B. C. (1987): Clonal growth, algal symbiosis, and reef formation by corals. - Paleobiology, **13** (4): 363-378; Chicago.

COATES, A. G. & OLIVER, W. A. Jr. (1973): Coloniality in zoantharian corals. - In: BOARDMAN, R. S., CHEETHAM, A. H. & OLIVER, W. A. Jr. (eds.): Animal colonies. Development and function through time: 3-27; Stroudsburg (Dowden, Hutchinson & Ross Inc.).

CORTÉS, J. N. & RISK, M. J. (1985): A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. - Bull. mar. Sci., **36** (2): 339-356; Amsterdam.

CUIF, J.-P. (1972): Recherches sur les Madréporaires. 1: Famille des Stylophyllidae. - Bull. Mus. nat. Hist. Nat., Sci. Terre, **97**: 211-291; Paris.

– – (1975a): Caractères morphologiques, microstructuraux et systematiques des Pachythecalidae nouvelle famille de Madréporaires triassiques. - Geobios, **8** (3): 157-180; Lyon.

– – (1975b): Recherches sur les Madréporaires du Trias. III. Étude des structures pennulaires chez les Madréporaires triasiques. - Bull. Mus. Hist. nat., 3. sér. (310), Sci. Terre, **44**: 45-127; Paris.

– – (1977): Arguments pour une relation phylétique entre les Madréporaires paléozoiques et ceux du Trias. Implications, systématiques et l'analyse microstructurale des Madréporaires triasiques. - Mém. Soc. géol. France, N. S., **56** (129): 1-54; Paris.

DIETRICH, W. O. (1925/27): Steinkorallen des Malms und der Unterkreide im südlichen Deutsch-Ostafrika. - Palaeontographica Suppl., **7** (1): 40-102; Stuttgart.

DODGE, R. E., ALLER, R. C. & THOMSON, J. (1974): Coral growth related to resuspension of bottom sediments. - Nature, **247**: 574-577; London.

DULLO, W.-CH. & HECHT, CH. (1990): Corallith growth on submarin alluvial fans. - Seckenbergiana marit., **21** (1-4): 77-86; Frankfurt/Main.

DUNCAN, P. M. (1870): A monograph of the British fossil corals (2, 2): Corals from the Upper Greensand of Haldon, from the Gault, and the Lower Greensand. - Palaeontogr. Soc. Monogr., **23**: 45-73; London.

DUSTAN, P. (1975): Growth and form in the reefbuilding coral *Monastraea annularis*. - Mar. Biol., **33**: 101-107; Amsterdam.

– – (1979): Distribution of zooxanthellae and photosynthetic chloroplast pigments of the reef-building coral *Monastraea annularis* (ELLIS & SOLANDER) in relation to depth on a West Indian coral reef. - Bull. mar. Sci., **29**: 79-95; Miami.

EBI, I. (1996): A: Geologische Kartierung des Gottesackerplateau und der oberen Gottesackerwände. B: Fazielle Entwicklung klastisch beeinflußter Einheiten des Allgäuer Schrattenkalks zwischen dem Hohen Ifen und den Unteren Gottesackerwänden. - Unveröff. Diplomarbeit, Univ. München; München.

EDINGER, E. N. & RISK, M. J. (1995): Preferential survivorship of brooding corals in a regional extinction. - Paleobiology, **21** (2): 200-219; Chicago.

EDMONDSON, C. H. (1928): The ecology of an Hawaiian coral reef. - B. P. Bishop Mus. Bull., **45**: 1-64; Honolulu.

EGUCHI, M. (1936): Three new genera of corals from the Lower Cretaceous of Japan. - Proceed. Imp. Acad. Japan, **12**: 70-72, Tokyo.

ELIÁŠOVÁ, H. (1975): Sous-ordre Amphiastraeina ALLOITEAU, 1952 (Hexacorallia) des calcaires de Štramberk (Tithonien, Tchécoslovaquie). - Casopis pro Mineralogii a Geologii, **20** (1): 1-23; Prag.

– – (1976): Familles Placosmiliidae ALLOITEAU, 1952 et Misistellidae nov. fam. (Hexacorallia) des calcaires de Štramberk (Tithonien, Tchécoslovaquie).- Casopis pro Mineralogii a Geologii, **21** (4): 337-347; Prag.

– – (1990): Coraux des calcaires d'Ernstbrunn (Jurassique supérieur-Crétacé inférieur dans les Carpates externes, zone de Waschberg, Tchécoslovaquie).- Casopis pro Mineralogii a Geologii, **35** (2): 113-134; Prag.

– – (1992): Archaeocoeniina, Stylinina, Astraeoina, Meandriina et Siderastraeidae (Scléractiaires) du Crétacé de Bohême (Cénomanien supérieur-Turonien inférieur; Turonien supérieur, Tchécoslovaquie). - Vest. Ústred. úst. geol., **67** (6): 399-414; Prag.

ERRENST, Ch. (1990/91): Das korallenführende Kimmeridgium der nordwestlichen Iberischen Ketten und angrenzender Gebiete, Teil 1. - Palaeontographica A, **214** (3-6): 121-207.- Teil 2 (1991), **215** (1-3): 1-42; Stuttgart.

ÉTALLON, A. (1858/62): Etudes paléontologiques sur les terrains jurassiques du Haut-Jura. Rayonnées du Corallien. - Mém. Soc. Emul. Doubs, sér. 3, **3**: 401-553; **6**: 217-243; Besançon.

– – (1964): siehe THURMANN & ÉTALLON.

FABRICIUS, F. H. (1977): Origin of marin oöids and grapestones. - Contribution to Sedimentology, **7**: 1-113; Stuttgart.

FAULKNER, D. & CHESHER; R. (1979): Living corals. - 310 S.; New York (Clarkson Potter).

FAUPL, P. & WAGREICH, M. (1992): Cretaceous flysch pelagic sequences of the Eastern Alps: Correlations, heavy minerals, and paleogeographic implications. - Cretaceous Res., **13**: 387-403; London.

Felix, J. (1890/91): Versteinerungen aus der mexicanischen Jura- und Kreide-Formation. - Palaeontographica, **37**: 140-194; Stuttgart.

– – (1900): Uber zwei neue Korallengattungen aus den ostalpinen Kreideschichten.- Sitzungsber. Naturforsch. Ges. Leipzig, (1900): 37-40; Leipzig.

– – (1903): Studien über die korallenführenden Schichten der oberen Kreideformation in den Alpen und in den Mediterrangebieten. - Palaeontographica, **49**: 163-359; Stuttgart.

– – (1913): Die Korallen der Kreidefaunen von Palästina und Syrien. - In: Blankenhorn, M. (Hrsg.): Beiträge zur Geologie und Paläontologie von Palästina und Syrien. - N. Jb. Geol. Paläont., **2**: 93-116; Stuttgart.

– – (1914): Fossilium Catalogus. - I: Animalia, Pars 5: Anthozoa palaeocretacea, 1-273; Neubrandenburg.

Fichter, H. J. (1934): Geologie der Bauen-Brisen-Kette am Vierwaldstättersee und die zyklische Gliederung der Kreide und des Malms der helvetischen Decken. - Beitr. geol. Karte Schweiz [N. F.], **69**: 128 S.; Bern.

Fischer, B. (1996): I. Geologische Kartierung des Mahdtales und der Unteren Gottesackerwände. II. Fazielle Entwicklung biokonstruktiver Karbonate des Allgäuer Schrattenkalks zwischen Hohem Ifen und Unteren Gottesackerwänden (Helvetikum, Kleinwalsertal). - Unveröff. Dipl.-Arb., Univ. München: 90 S.; München.

Flugel, E. (1978): Mikrofazielle Untersuchungsmethoden von Kalken. - 454 S.; Berlin (Springer).

Foster, A. B. (1979): Phenotypic plasticity in the reef coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) and *Siderastraea siderea* Ellis and Solander. - J. exp. mar. Biol. Ecol., **39**: 25-54; Amsterdam.

– – (1985): Variation within coral colonies and its importance for interpreting fossil species. - J. Paleont., **59** (6): 1359-1381; Lawrence.

Franzisket, L. (1970): The atrophy of hermatypic reef corals maintained in darkness and their subsequent regeneration in light. - Int. Rev. Hydrobiol., **55**: 1-12; Leipzig.

Fricke, H. W. & Meischner, D. (1985): Depth limits of Bermudan scleractinian corals: a submersible survey. - Mar. Biol., **88**: 175-187; Amsterdam.

Fricke, H. W. & Schuhmacher, H. (1983): The depth limits of Red Sea stony corals: An ecophysiological problem (a deep diving survey by submersible). - Mar. Ecol., **4** (2): 163-194; Berlin und Hamburg (Scientific Publishers).

Fritzsche, C. H. (1924): Neue Kreidefaunen aus Südamerika (Chile, Bolivia, Peru, Columbia). - N. Jb. Min. Geol. Pal., **50**: 313-334; Stuttgart.

Fromentel, E. (1857): Desciption des Polypiers fossiles de l´étage Néocomien. - Bull. Soc. Sci. Yonne, 1-78; Auxerre.

– – (1858-1861): Introduction à l´étude des Polypiers fossiles. - Mém. Soc. Émul., **5**: 1-357; Besançon.

– – (1862-1887): Zoophytes , terrain crétacé. - In: d´Orbigny, A. (Hrsg.): Paléontologie Française, t. VIII: Zoophytes, 1-624; Paris (Masson).

Frost, S. H. (1981): Oligocene reef coral biofacies of the Vicentin, Northeast Italy. - In: Toomey, D. F. (ed.): European Fossil Reef Models. - SEPM Spec. Publ., **30**: 483-539; Tulsa.

Funk, H. P., Follmi, K. & Mohr, H. (1993): Evolution of Tithonian-Aptian carbonate platform along the northern Tethys margin, Eastern Helvetic Alps. - In: Simo, T., Scott, R. W. & Masse, J. P.: Cretaceous carbonate platforms. - AAPG Mem., **56**: 381-407; Tulsa.

Geister, J. (1975): Riffbau und geologische Entwicklungsgeschichte der Insel San Andrés (westliches karibisches Meer, Kolumbien). - Stuttgarter Beitr. Naturk., ser. 3, **15**: 1-202; Stuttgart.

– – (1980): Morphologie et distribution des coraux dans les récifs actuels de la Mer des Caraibes. - Ann. Univ. Ferrara, Nouv. Ser. IX, **6** (suppl.): 15-28; Ferrara.

– – (1983): Holozäne westindische Korallenriffe: Geomorphologie, Ökologie und Fazies. - Facies, **9**: 173-284; Erlangen.

– – (1984): Die paläobathymetrische Verwertbarkeit der scleractinen Korallen. - In: Luterbacher, H. P. (ed): Paläobathymetrie. - Paläontologische Kursbücher, **2**: 46-95; München.

Geyer, O. F. (1954): Die oberjurassische Korallenfauna von Württemberg - Palaeontographica A, **104**: 121-220; Stuttgart.

– – (1955a): Korallen-Faunen aus dem Oberen Jura von Portugal - Senck. leth., **35** (5/6): 317-356; Frankfurt.

– – (1955b): Beiträge zur Korallenfauna des Štramberger Tithon - Paläont. Z., **29** (3/4): 177-216; Stuttgart.

—— (1965): Eine Korallen-Fauna aus dem Oberjura der Montes Universales de Albarracin. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **121** (3): 219-253; Stuttgart.

Geyer, O. W. & Rosendahl, S. (1985): Stromatoporen, Korallen und Nerineen aus oberjurassischen und unterkretazischen Schichten des Präbetikums von Cazorla (Provinz Jaén, Spanien). - Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, (N. F.), **82**: 161-179; Stuttgart.

Gili, E. (1984): Interaccions sedimentològiques i biològiques a les formacions calcàries de rudistes (Bivalvia) de Les Collades de Basturs (Cretaci superior, zona sudpirinenca central). - Thesis. Univ. Autónoma, Barcelona: 42 S.; Barcelona.

Gili, E., Skelton, P. W., Vicens, E. & Obrador, A. (1995): Corals to rudists - an environmentally induced assemblage succession. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **119** (1-2): 127-136; Amsterdam.

Gill, G. A. (1967): Quelques précisions sur les septes perforés des polypiers mésozoiques. - Mém. Soc. géol. France, N. S., **46** (106): 58-81; Paris.

– – (1981): The fulturae („compound synapticulae"), their structure and reconsideration of their systematic value. - Acta Palaeont. Polon., **25** (3/4): 301-310; Warszawa.

Gill, G. A. & Coates, A. G. (1977): Mobility, growth patterns and substrate in some fossil and Recent corals. - Lethaia, **10**: 119-134; Oslo.

Gill, G. A. & Lafuste, J. G.(1987): Structure, répartition et signification paléogeographique d´*Aspidiscus*, hexacoralliaire cénomanien de la Tethys. - Bull. Soc. géol. France, ser. 8, **3**: 921-934; Paris.

Gill, G. A. & Santantonio, M. (1995): Ecological significance of pennular coral assemblages in the Upper Jurassic pelagic deposits of the Umbria-Masche-Sabina Apennines (central Italy). - Proc. 7th Int. Symp. Fossil Cnidaria and Porifera, Programme and abstracts (additional abstracts): 2; Madrid.

Glynn, P. W. (1973): The role of nutrient in a Caribbean coral reef. The *Porites* reef-flat biotope. Part II. Plankton community with evidence for depletion. - Mar. Biol., **22**: 1-21; Amsterdam.

– – (1974): Rolling stones among the Scleractinia: mobile coralliths in the Gulf of Panama. - Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp., Brisbane, 2, Great Barrier Reef Commitee: 183-198; Brisbane.

Goldfuss, A. (1826-1833): Petrefacta Germaniae - 252 S; Düsseldorf (Arnz).

Goreau, T. F., Goreau, N. I. & Goreau, T. J. (1979): Corals and coral reefs. - Scient. Amer., **241** (2): 110-120; New York.

Goreau, T. F., Goreau, N. I. & Yonge, C. M. (1971): Reef corals: autotrophs or heterotrophs ? - Biol. Bull., **141**: 247-260; Lancaster.

Graus, R. R., Chamberlain, J. A. & Boker, A. M. (1977): Structural modification of corals in relation to waves and currents. - In: Frost, S. H., Weiss, M. P. & Saunders, J. B. (eds): Reefs and related carbonates - Ecology and sedimentology. - AAPG, **4**: 135-154; Tulsa.

Graus, R. R. & McIntyre, I. G. (1976): Light control of growth form in colonial reef corals: computer simulation. - Science, **193**: 895-897; Washington.

Gunatilaka, A. (1976): Thallophyte boring and micritization within skeletal sands from Connemara, western Ireland. - J. Sed. Petrol., **46** (3): 548-554; Tulsa.

Hackemesser, H. (1936): Eine kretazische Korallenfauna aus Mittelgriechenland und ihre paläobiologischen Beziehungen. - 97 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

HAGN, H., HOFLING, R. & IMMEL, H. (1982): Exkursion D: Berchtesgaden. - In: 2. Symposium Kreide, München 1982: D1-D67; München.

HALLOCK, P. (1988): The role of nutrient availability in bioerosion: Consequences to carbonate buildups. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **63**: 275-291; Amsterdam.

HALLOCK, P. & SCHLAGER, W. (1986): Nutrient excess and the demise of reefs and carbonate platforms. - Palaios, **1**: 389-398; Tulsa.

HEIM, A. (1916): Monographie der Churfirsten-Mattstock-Gruppe. - Beitr. geol. Karte Schweiz, N. F., **20** (1-4); Bern.

– – (1921): Geologie der Schweiz. 2.: Die Schweizer Alpen: 3-476; Leipzig (Tauchnik).

HERM, D. (1962): Stratigraphische und mikropaläontologische Untersuchungen der Oberkreide im Lattengebirge und Nierental (Gosaubecken von Reichenhall und Salzburg). - Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl., N. F., **104**: 1-119; München.

– – (1977): Zyklische Regressions-Sedimentation und Fossil-Vergesellschaftungen in der Gosau (Santonium) von Brandenberg/Tirol. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **17**: 257-277; München.

– – (1981): Zur Geologie der Bayerischen Alpen und ihres Vorlandes. 2. Kalkalpin. 2.3.2 Höhere Oberkreide. - In: HAGN, H. et al. : Die Bayerischen Alpen und ihr Vorland in mikropaläontologischer Sicht. - Geologica Bavarica, **82**: 22-26; München.

HERM, D., KAUFFMAN, E. G. & WIEDMANN, J. (1979): The age and depositional environment of the „Gosau"-Group (Coniacian-Santonian), Brandenberg/Tirol, Austria. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **19**: 27-92; München.

HOFLING, R. (1985): Faziesverteilung und Fossilvergesellschaftungen im karbonatischen Flachwasser-Milieu der alpinen Oberkreide (Gosau-Formation). - Münchner Geowiss. Abh., **3** (A): 1-241; München.

– – (1989): Substrate-induced morphotypes and intraspecific variability in Upper Cretaceous scleractinians of the eastern Alps (West Germany, Austria). - Mem. Ass. Australasian Palaeont., **8**: 51-60; Brisbane.

– – (1992): Eine erweiterte Riff-Typologie und ihre Anwendung auf kretazische Biokonstruktionen. - Unveröff. Habil.-Schrift, Univ. München: 269 S.; München.

HOFLING, R. & BARON-SZABO, R. C. (1995): Coniacian coral and coral-rudistid biostromes from the Eastern Alps (Gosau-Formation). - Proc. 7th Int. Symp. Fossil Cnidaria and Porifera, Programme and abstracts: 32; Madrid.

HOFFMEISTER, J. E. & MULTER, H. G. (1964): Growth-rate estimates of a Pleistocene coral reef of Florida. - Bull. geol. Soc. Amer., **75**: 353-357; New York.

HUBBARD, J. A. E. B. (1974): Coral colonies as microenvironmental indicators. - Ann. Soc. Géol. Belg., **97**: 143-152; Liège.

Hubbard, J. A. E. B. & Pocock, Y. P. (1972): Sediment rejection by recent scleractinian corals: a key to paleoenvironmental reconstruction. - Geol. Rundsch., **6** (2): 598-626; Stuttgart.

IMMEL, H. (1987): Die Kreideammoniten der Nördlichen Kalkalpen. - Zitteliana, **15**: 3-163; München.

INSALACO, E. (1996): The use of Late Jurassic coral growth bands as palaeoenvironmental indicators. - Palaeontology, **39** (2): 413-431; London.

JANENSCH, W. (1903): Über *Heterocoenia provincialis* MICHELIN sp. eine Hexakoralle vom Habitus der *Tubipora*. - Z. Dt. Geol. Ges., **55**: 486-493; Berlin.

JAUBERT, J. (1977): Light, metabolism and growth forms of hermatypic scleractinian coral *Synaraea convexa* VERRILL in the lagoon of Moorea (French Polynesia). - Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp., Miami, **1**: 483-488; Miami.

KARAKASCH, N. I. (1907): Le Crétacé inférieur de la Crimée et sa faune. - Trav. Soc. Imp. Natur. St.-Pétersbourg, **32** (5): 1-482; St.-Pétersbourg (in russ.).

KAUFFMAN, E. G. (1973): Cretaceous Bivalvia. - In: HALLAM, A. (ed.): Atlas on Paleobiogeography: 353-383; Amsterdam (Elsevier).

KAUFFMAN, E. G. & JOHNSON, C. (1988): The morphological and ecological evolution of Middle and Upper Cretaceous reef-building rudistids. - Palaios, **3**: 194-216; Tulsa.

KAUFFMAN, E. G. & SOHL, N. F. (1974): Structure and evolution of Antillean Cretaceous Rudist Frameworks. - Verh. Naturforsch. Ges. Basel, **84** (1): 339-467; Basel.

KHALILOV, A. G., ALIEV, G. A. & KUZMICHEVA, E. I. (1977): The Urgonian complex of the bassin in the Bazarchay River (Malyy Kavkaz). - Byull. Mosk. obsh. ispyt. prir., otd. geol., **52** (4): 85-93; Moskau (in russ.).

KOBY, F. (1880-1889): Monographie des polypiers jurassiques de la Suisse. Partie I-IX. - Mém. Soc. paléont. Suisse, **7-16**: 1-528; Genève.

– – (1896-1898): Monographie des polypiers crétacés de la Suisse. Partie I-III. - Mém. Soc. paléont. Suisse, **22-24**: 1-100; Genève.

– – (1904-1905): Description de la Faune jurassique du Portugal. Polypiers du Jurassique supérieur. - Comm. Serv. géol. Portugal. Mém., 1-167; Lissabon.

KOLLMANN, H. A. (1964): Stratigraphie und Tektonik des Gosaubeckens von Gams (Steiermark, Österreich). - Jb. Geol. Bundesanst., **107**: 71-159; Wien.

KOLODZIEJ, B. (1995): Microstructure and taxonomy of Amphiastraeina (Scleractinia). - Ann. Soc. Geol. Polon., **65**: 1-17; Kraków.

KOLOSVÁRY, G. (1954): Magyarország krétaidöszaki koralljai. - Ann. Inst. geol. Hung. (Évkönyve), **42** (2): 67-163; Budapest.

KUHLMANN, D. H. H. (1970): Die Korallenriffe Kubas - I. Genese und Evolution. - Int. Rev. ges. Hydrobiol., **55** (5): 729-756; Leipzig.

– – (1971): Die Korallenriffe Kubas - II. Zur Ökologie der Bankriffe und ihre Korallen. - Int. Rev. ges. Hydrobiol., **56** (2): 145-199; Leipzig.

– – (1974): Die Korallenriffe Kubas - III. Riegelriff und Korallenterrasse, zwei verwandte Erscheinungen des Bankriffes. - Int. Rev. ges. Hydrobiol., **59** (3): 305-325; Leipzig.

– – (1984): Das lebende Riff. - 184 S.; Leipzig (Landbuch Verlag Hannover).

– – (1989): Ecological adaption and compensatory theory of coral assemblages in the maintainance of reef growth. - Mem. Ass. Australasian Palaeont., **8**: 433-438; Brisbane.

– – (1991): Adaptationsmuster hermatypischer Korallen als Grundlage zum Verständnis der Korallenriffgenese (Kompensationstheorie). - Mitt. Zool. Mus. Berlin, **67** (1): 209-218; Berlin.

KUHN, O & ANDRUSOV, D. (1930): Korallen aus der Klippenhülle der Karpathen. - Zvlástni otisk Vest. Stát. geol. úst. Ceskoslov. rep., Rocnik, **6** (4/6): 4-14; Prag.

– – (1937): Weitere Korallen aus der Oberkreide der Westkarpathen. - Vestnik Královké ceské spolecnosti nauk. (Trida math.-prirodoved.), **2**: 1-18; Prag.

KUZMICHEVA, E. I. (1966): Stratigraphical and facial distribution of hexacorals (scleractinians) in the Neocomian of the Mountain Crimea. - Prirod. trud. res. levober. Ukrainy ikh ispolz: 58-63; Moskau (in russ.).

– – (1972): New data on the ecology of Early Cretaceous scleractinians from the Crimea, Malyy Kavkaz and Middle Asia. - Byull. Mosk. obsh. ispyt. prir. otd. geol., **47** (6): 112-120; Moskau (in russ.).

– – (1980): Korallij. - In: CHERNOV, V., YANIN, B. & GOLOVINOVA, M. (Hrsg.): Urgonskieotl ozheniya sovietskich Karpat: 90-108; Moskau.

– – (1987): Corals from the Lower Barremian organogenous buildups of the Malyy Balkhan and Tuarkyr. - In: Geologicheskie stroenie Turkmenii. - Akad. Nauk Turkm. SSR: 217-262; Ashkhabad (in russ.).

– – (1988): Korallij. - In: ALI-ZADE, A., ALIEV, M. & ALUJULLA, K. (Hrsg.): Melovaya fauna Azerbajdzhana: 153-184; Baku.

LAMARCK, J. B. P. A. de M. (1816): Système des animaux sans vertèbres, ou Tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux. - **II**: 1-568; Paris (Verdière).

LAMOUROUX, J. V. F. (1821): Exposition méthodique des genres de l'ordre de Polypiers. - I-VIII: 1-115; Paris (Agasse).

LASCHET, Ch. (1984): On the origin of cherts. - Facies, **10**: 257-290; Erlangen.

LASKER, H. R. (1980): Sediment rejection by reef corals: the role of behavior and morphology in *Montastraea cavernosa* (LINNAEUS). - J. exp. mar. Biol. Ecol., **47**: 77-87; Amsterdam.

LATHUILIERE, B. (1988): Analyse de populations d'Isastrées bajociennes (Scléractiniaires Jurassiques de France). Conséquences taxonomiques, stratigraphiques et paléontologiques. - Geobios, **21** (3): 269-305; Lyon.

– – (1989): *Isastraea*, polypier branchu ! - C. R. Acad. Sci. Paris, **308**, Ser. II: 887-892; Paris.

LEMCKE, K. (1973): Zur nachpermischen Geschichte des nördlichen Alpenvorlandes. - Geol. Bavarica, **69**: 5-48; München.

LESAUVAGE, M. (1823): Mémoire sur un genre nouveau de polypier fossile. - Mém. Soc. Hist. Nat. Paris, **1**: 241-244; Paris.

– – (1832): Note sur le genre de polypier fossile établi sous le nom de Thamnastérie. - Ann. Sci. nat., **26**: 328-331; Paris.

LEWIS, J. B. (1989): Spherical growth in the Caribbean coral *Siderastraea radians* (PALLAS) and its survival in disturbed habitats. - Coral Reefs, **7**: 161-167; Berlin.

LEWIS, J. B., AXELSEN, F., GOODBODY, I., PAGE, C. & CHRISLET, G. (1968): Comparative growth rates of some reef corals in the Caribbean. - Mar. Sci. Manuscript Rep. McGill Univ., **10**: 1-26; Montreal.

LEYMERIE, A. (1846): Statistique géologique et minéralogique du départment de l'Aube. - 675 S.; Troyes.

LIAO, WEI-HUA & XIA, JIN-BAO (1985): Upper Jurassic and Lower Cretaceous Scleractinia from Bangoin district of northern Xizang (Tibet). - Mem. Nanjing Inst. Geol. Palaeont., **21**: 119-174; Nanjing.

– – (1994): Mesozoic and cenozoic scleractinian corals from Xizang. - Palaeont. Sinica, N. S. B, **184** (31): 252 S.; Beijing.

LIEDHOLZ, J. (1959): Geologie der Berge nördlich von Rohrmoos im Allgäu. - Diss. FU Berlin: 122 S.; Berlin.

LOSER, H. (1989): Die Korallen der sächsischen Oberkreide: Hexacorallia des Cenomans. - Abh. Staatl. Mus. Miner. Geol. Dresden, **36**: 88-154, 183-186, 209-215; Leipzig.

– – (1993): Morphologie und Taxonomie der Gattung *Pseudopolytremacis* MORYCOWA, 1971 (Octocorallia; Cretaceous). - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **164**: 211-220; Frankfurt.

– – (1994): La faune corallienne du mont Kassenberg à Mühlheim-sur-la-Ruhr (Bassin crétacé de Westphalie, Nord Ouest de l'Allemagne). - Coral Res. Bull., **3**: 1-93; Dresden.

MARKOVIC, O. (1951): Mezozojski korali Srbije. I. Aptijski korali iz okoline sela Sukova (istocna Srbija). - Zbornik radova, **16**: 181-193; Beograd.

MASSE, J. P. & MORYCOWA, E. (1994): Les Scleractiniaires hydnophoroides du Crétacé inférieur (Barrême-Aptien inférieur) de Provence (S.E. de la France). Systématique, Stratigraphie et Paléobiogeographie. - Geobios, **27** (4): 433-448; Lyon.

MASSE, J. P. & PHILIP, J. (1981): Cretaceous coral-rudist buildups of France. - In: TOOMEY, D. F. (ed.): European Fossil Reef Models. - SEPM Spec. Publ., **30**: 399-426; Tulsa.

MATTHAI, G. (1914): Revision of the recent colonial Astraeidae, possessing distinct corallites. - Trans. Linn. Soc. London, XVII (1/2) , Ser. Zool.; London.

MAURITSCH, H. J. & BECKE, M. (1987): Paleomagnetic investigations in the Eastern Alps and the southern border zone. - In: FLUGEL, H. W. & FAUPL, P. (eds.): Geodynamics of the Eastern Alps: 282-308; Wien (Deuticke).

MELNIKOVA, G. & RONIEWICZ, E. (1976): Contribution to the systematics and phylogeny of Amphiastraeina (Scleractinia). - Acta Palaeont. Polon., **21** (1): 97-114; Warszawa.

MELNIKOVA, G., RONIEWICZ, E. & LOSER, H. (1993): New microsolenid genus *Eocomoseris* (Scleractinia, Early Lias-Cenomanian). - Ann. Soc. Geol. Polon., **63** (1/3): 3-12; Kraków.

MICHALIK, J. & VAŠICEK, Z. (1989): Lower Cretaceous stratigraphy and palaeogeography of the Czechoslovakian western Carpathians. - In: WIEDMANN, J. (ed.): Cretaceous of the western Tethys. - Proc. 3rd Int. Cretaceous Symposium: 505-523; Stuttgart (Schweizerbart).

MICHELIN, H. (1840-1847): Iconographie zoophytologique. Descriptions par localités et terrains des polypiers fossiles de France et pays environnantes. - 348 S.; Paris (Bertrand).

MILNE-EDWARDS, H. & HAIME, J. (1848-1851): Recherches sur la structure et la classification des polypiers fossiles et récent. - Ann. Sci. Nat., ser. 3, 9-16; London.

– – (1857-1860): Histoire naturelle des Coralliaires ou polypes propement dits. - Bd I (1857): 1-326, Bd. II (1857): 1-633, Bd. III (1860): 1-560, Atlas Taf. 1-31; Paris.

MORSCH, S. (1994): Mise au point sur le genres *Confusastrea* D'ORBIGNY et *Complexastrea* D'ORBIGNY (Scleractinia - Jurassique). - Ann. Paléont. (Vert.-Invert.), **80** (4): 213-235; Paris.

MORTON, J. (1974): The coral reefs of the British Solomon Islands: a comparative study of their composition and ecology. - Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp. 2. Great Barrier Reef Committee, Brisbane: 31-53; Brisbane.

MORYCOWA, E. (1964): Hexacorallia des couches de Grodzisze (Néocomien, Carpathes). - Acta Palaeont. Polon., **9** (1): 3-114; Warszawa.

– – (1971): Hexacorallia et Octocorallia du Crétacé inférieur de Rarau (Carpathes orientales roumaines). - Acta Palaeont. Polon., **16** (1-2): 3-149; Warszawa.

– – (1974): Hexacorallia d'un bloc exotique de calcaire tithonique à Wozniki près de Wadowice. - Acta Palaeont. Polon., **24** (3): 457-484; Warszawa.

– – (1975): Coral-bearing sediments in the Polish Carpathians. - Akad. Nauk SSSR, - Trudi Inst. Geol. Geofis., **202** (3): 220-226; Nowosibirsk.

– – (1977): L'ultramicrostructure du skelette des Helioporidae fossiles (Octocorallia). - Mém. Bur. Rech. Géol. Min., **89**: 12-25; Paris.

– – (1981): Preservation of skeleton microstructure in fossil Scleractinia. - In: OSMÓLSKA, H. (Hrsg.): Third International Symposium on Fossil Cnidarians Warszawa 1979. - Acta Palaeont. Polon., **25** (3/4): 321-326; Warszawa.

– – (1995): Some remarks on *Eugyra* FROMENTEL, 1857 (Sclecractinia, Cretaceous). - VII. Int. Symp. Int. Assoc. Fossil Cnidaria and Porifera, Programme and abstracts: 55-56; Madrid.

MORYCOWA, E. & LEFELD, (1966): Karolowce z wapieni urgonskich serii wierchowej Tatr Polskich. - Rocznik Polsk. tow. geol., **36**: 519-542; Kraków.

MORYCOWA, E. & RONIEWICZ, E. (1994): Scleractinian septal microstructure; taxonomical aspect. - Int. Soc. Reef Studies (ed.): Corals Reefs in the past present and future. Program and abstracts: 94; Luxembourg.

– – (1995): Microstructural disparity between Recent fungiine and Mesozoic microsolenine scleractinian. - Acta Palaeont. Polon., **40** (4): 361-385; Warszawa.

MUNSTER, G. G. (1829): in GOLDFUSS (1826-33).

OGILVIE, M. M. (1896/97): Die Korallen der Štramberger Schichten. - Palaeontographica Suppl. 2, 7: 73-282; Stuttgart.

OPPENHEIM, P. (1930): Die Anthozoen der Gosauschichten in den Ostalpen. - I-XXVIII: 576 S.; Berlin-Lichterfelde (Selbstverlag).

D'ORBIGNY, A. (1849/1850): Prodrôme de Paléontologie stratigraphique universelle. - I (1849): 1-394, II (1850): 1-428; Paris (Masson).

PELLETIER, M. (1950): Définition du genre *Isastraea* MILNE-EDWARDS & HAIME 1851 d'après la structure du génotype: *Astrea helianthoides*. - C. R. somm. Soc. géol. France, **10**: 160-162; Paris.

PERCH-NIELSEN, K. (1985): Mesozoic calcareous nannofossils. - In: BOLLI, H. M., SAUNDERS, J. B. PERCH-NIELSEN, K. (eds.): Plankton Stratigraphy: 329-426; Cambridge (Cambridge Univ. Press).

PLUMLEY, W. J., RISLEY, R. W., GRAVES, J. R. & KALEY, M. E. (1962): Energy Index for limestone interpretation and classification. - In: HAM, W. E. (ed.): Classification of carbonate rocks - a symposium. - Mem. AAPG, **1**: 85-107; Tulsa.

POLŠAK, A. (1981): Upper Cretaceous biolithitic complex in a subduction zone: examples from the Inner Dinarides, Yugoslavia. - In: TOOMEY, D. F. (ed.): European Fossil Reef Models. - SEPM Spec. Publ., **30**: 447-472; Tulsa.

PONS, J. M. (1977): Estudo estratigrafico y paleontologico de los yacimientos de rudistidos del Cretacico Sup. del Prepirineo de la Prov. de Lerida. - Publ. Geol. Univ. Autón. Barcel., **3**: 105 S.; Barcelona.

PORTER, J. W. (1976): Autotrophy, heterotrophy, and resource partitioning in Caribbean reef-building corals. - Am. Natur., **110**: 731-742; Lancaster.

PREVER, P. L. (1909): Coelenterata - Anthozoa. - In: PARONA, C.F. (ed.): La fauna coralligena del cretaceo dei Monte d'Ocre nell'Abruzzo Aquilano. - Mem. Descr. Carta Geol. Ital., **5** (1): 61-147; Rom.

PRINZ, P. (1991): Mesozoische Korallen aus Nordchile. - Palaeontographica A, **216** (4-6): 147-209; Stuttgart.

PURDY, E. G. (1963): Recent calcium carbonate facies of the Great Bahama-Bank. 1. Petrography and reaction groups. - J. Geol., **71** (3): 334-355; Chicago.

QUENSTEDT, F. A. (1881): Petrefactenkunde Deutschlands (6): Röhren- und Sternkorallen (3): 903-1094; Leipzig (Fues).

REIG ORIOL, J. (1989): Sobre varios géneros y especies de escleractinias fósiles del Cretácico Catalán. - 1-69; Barcelona.

REUSS, A. E. (1854): Beiträge zur Charakteristik der Kreideschichten in den Ostalpen, besonders im Gosauthale und am Wolfgangsee. - Denkschr. K. k. Akad. Wiss., **7**: 73-133; Wien.

REYEROS NAVARRO, M. M. (1963): Corales del Cretacico inferior de San Juan Raya, Estado de Puebla. - Paleontologia Mexicana, **17**: 1-21; Mexico.

RICHTER, D. (1984): Die Allgäuer Alpen. - Sammlung geol. Führer, **77**: 253 S.; Berlin (Gebr. Borntraeger).

ROEMER, F. (1888): Über eine durch die Häufigkeit Hippuritenartiger Chamiden ausgezeichnete Fauna der oberturonen Kreide von Texas. - Palaeont. Abh., **4** (4): 281-296; Berlin.

ROGERS, C. S. (1979): The effect of shading on coral reef. Structure and function. - J. exp. mar. Biol. Ecol., **41**: 269-288; Amsterdam.

RONIEWICZ, E. (1966): Les madréporaires du Jurassique supérieur de la bordure des Montes de Sainte-Croix, Pologne. - Acta Palaeont. Polon., **11**: 155-164; Warszawa.

– – (1970): *Kobyastraea* n. gen., homomorphique de *Thamnasteria* LESAUVAGE, 1823, (Hexacoralla). - Acta Paleont. Polon., **15**: 137-151; Warszawa.

– – (1976): Les scleractinaires du Jurassique supérieur de la Dobrogea centrale, Roumanie. Avec les considérations stratigraphiques par A. BARBULESCU. - Palaeont. Polon., **34**: 1-121; Warszawa-Kraków.

– – (1979): Jurassic scleractinian coral *Thamnoseris* ÉTALLON, 1864, and its homeomorphs. - Acta Palaeont. Polon., **24** (1): 51-61; Warszawa.

– – (1983): Pennular and non-pennular jurassic scleractinians, some examples. - Acta Palaeont. Polon., **27** (1/4): 157-193; Warszawa.

– – (1987): Correction of homonomy of the generic name *Etallonia* RONIEWICZ, 1966 into *Etallonasteria* nom. n. (Scleractinia). - Acta Palaeont. Polon., **32** (1/2): 152; Warszawa.

RONIEWICZ, E. & MORYCOWA, E. (1989): Triassic scleractinia and the Triassic/Liassic boundary. - Mem. Ass. Australasian Palaeont., **8**: 347-354. Brisbane.

ROSEN, B. R. (1975): The depth distribution of recent hermatypic corals and its palaeontological significance. - 2nd Symposium international sur les coraux et récifs coralliens fossiles, **89**: 507-517; Paris.

ROSS, D. J. & SKELTON, P. W. (1993): Rudist formations of the Cretaceous: a palaeoecological, sedimentological and stratigraphical review. - In: WRIGHT, V. P. (ed): Sedimentology Review: 73-91; Oxford (Blackwell).

ROY, K. J. & SMITH, S. V. (1971): Sedimentation and coral reef development in turbid water: Fanning Lagoon. - Pacific Science, **25**: 234-248; Honolulu.

SALOMON, D. (1987): Geologisch-paläontologische Untersuchungen der helvetischen Kreide im nördlichen Bereich der Gottesackerwände (Allgäu/ Vorarlberg) unter besonderer Berücksichtigung der Biostratigraphie, Sedimentologie und Fazies. - Unveröff. Dipl.-Arb. Berlin: 140 S.; Berlin.

– – (1989): Palaeoecology and environmental analysis of the Lower Cretaceous shallow-marine Drusberg and Schrattenkalk Facies of the Gottesacker area (Allgäu/ Vorarlberg). - In: WIEDMANN, J. (ed.): Cretaceous of the western Tethys. - Proc. 3rd Int. Cretaceous Symposium: 353-375; Stuttgart (Schweizerbart).

SANDERS, D. (1996): Different types of carbonate mounds in the Upper Cretaceous of Brandenberg (Austria). - Sediment '96. 11. Sedimentologentreffen, Univ. Wien. Abstract Vol.: 151; Wien.

SANDERS, D. & BARON-SZABO, R. C. (1997): Coral-rudist bioconstructions in the Upper Cretaceous Haidach Section (Gosau Group; Northern Calcareous Alps, Austria). - Facies, **36**: 69-90; Erlangen.

SCHEIBNER, E. (1960): Some new occurrences of corals in the Klippen belt in Slovakia. - Geologicky sbornik, **11** (2): 281-282; Bratislava.

SCHOLZ, H. (1979): Paläontologie, Aufbau und Verbreitung der Bioherme und Biostrome im Allgäuer Schrattenkalk. - Diss. TU München: 133 S.; München.

– – (1984): Bioherme und Biostrome im Allgäuer Schrattenkalk (Helvetikum, Unterkreide). - Jb. Geol. Bundesanst. Wien, **127** (3): 471-499; Wien.

SCHLICHTER, D. (1992): A perforated gastrovascular cavity in the symbiotic deep-water coral *Leptoseris fragilis*: a new strategy to optimize heterotrophic nutrition. - Helgoländer Meeresunters., **45**: 423-443; Kiel.

SCHLICHTER, D., MEIER, U. & FRICKE, H. W. (1994): Improvement of photosynthesis in zooxathellate corals by autofluorescent chromatophores. - Oecologia, **99**: 124-131; Stuttgart.

SCHUHMACHER, H. (1974): On the conditions accompanying the first settlement of corals on artificial reefs with special reference to the influence of grazing sea urchins (Eilat, Red Sea). - Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp. 1, Great Barrier Reef Commitee, Brisbane: 257-267; Brisbane.

– – (1979): Experimentelle Untersuchungen zur Anpassung von Fungiiden (Scleractinia, Fungiidae) an unterschiedliche Sedimentations- und Bodenverhältnisse. - Int. Rev. ges. Hydrobiol., **64**: 207-243; Leipzig.

– – (1988): Korallenriffe - Verbreitung, Tierwelt und Ökologie: 275 S.; München (BLV Verlagsges.).

SCOTESE, C. R., GAHAGAN, L. M. & LARSON, R. L. (1988): Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. - Tectonophysics, **155**: 27-48; Amsterdam.

SCOTT, R. W. (1981): Biotic relations in Early Cretaceous coral-algal-rudist reefs, Arizona. - J. Paleontol., **55**: 463-478; Lawrence.

– – (1984a): Significant fossils of the Knowles Limestone, Lower Cretaceous, Texas. -GCS SEPM Fond. Third Ann. Res. Conf. Proc.: 333-346; Tulsa.

– – (1984b): Evolution of Early Cretaceous reefs in the Gulf of Mexico. - In: OLIVER, W. A. (ed.): 4th Int. Symp. Fossil Cnidaria. - Palaeont. Amer, **54**: 406-412; Ithaca.

– – (1988): Evolution of Late Jurassic and Early Cretaceous reef biotas. - Palaios, **3**: 184-193; Tulsa.

– – (1990): Models and stratigraphy of Mid-Cretaceous reef communities, Gulf of Mexico. - SEPM Concepts in Sedimentology and Paleontology, **2**: 1-102; Tulsa.

SCOTT, R. W., FERNANDEZ-MENDIOLA, P. A., GILI, E. & SIMO, A. (1990): Persistence of coral-rudist reefs into the Late Cretaceous. - Palaios, **5**: 98-110; Tulsa.

SCOTT, R. W. & GONZALES-LEON, C. (1991): Paleontology and biostratigraphy of Cretaceous rocks, Lampazos area, Sonora, Mexico. - Spec. Papers, Geol. Soc. Amer., **254**: 51-67; Washington.

SHEPPARD, C. R. C. (1982): Coral populations on reef slopes and their major controls. - Mar. Ecol. Prog. Ser., **7**: 83-115; Halstenbek.

SHINN, E. A. (1966): Coral growth rate, an environmental indicator. - J. Palaeont., **40** (2): 233-240; Tulsa.

SIKHARULIDZE, G. J. (1972): The new genus *Paretallonia* (Hexacorallia) from Lower Cretaceous sediments in western Georgia. - Soobsh. AN Gruz. SSR, **68** (3): 641-644; Tbilisi.

– – (1979): Albszkije Korallui Szjela Zchanari (Saiadnaja grusip). - Trudi Geol. Akad. Nauk Gruz. SSR, **63**: 1-49; Tbilisi.

– – (1985): Heksa'korallij urgonskoj fatsij dsirulskowo massiwa i ewo cjewjernowo obramljenija. - Akad. Nauk Gruz. SSR, **88**: 110 S.; Tbilisi.

SISSINGH, W. (1977): Biostratigraphy of Cretaceous calcareous nannoplankton. - Geol. Mijnb., **56**: 37-65; Den Haag.

SKELTON, P. W. (1979): Gregariousness and protocooperation in Rudists (Bivalvia). - In: LARWOOD, G. & ROSEN, B. R. (eds.): Biology and systematics of colonial organisms. - Systematics Association Spec. Vol., **11**: 251-279; London (Academic Press).

SKELTON, P. W. & GILI, E. (1991): Palaeoecological classification of rudist morphotypes. -Proc. 1st Int. Conf. Rudists, Beograd, 1988. Serb. Geol. Soc. Spec. Publ., **2**: 265-287; Beograd.

SKELTON, P. W., GILI, E., VICENS, E. & OBRADOR, A. (1995): The growth fabric of gregarious rudist elevators (hippuritids) in a Santonian carbonate platform in the southern Central Pyrenees. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **119** (1-2): 107-126; Amsterdam.

SOHLE, U. (1897): Geologische Aufnahme des Labergebirges bei Oberammergau mit besonderer Berücksichtigung des Cenomans in den Bayerischen Alpen. - Geogn. Jh., **9**: 1-66; München.

SOLOMKO, E. (1887/88): Die Jura- und Kreidekorallen der Krim. - Verh. Russ. Miner. Ges., ser. 2, **24**: 67-231; St. Petersburg.

SOROKIN, YU. I. (1995): Coral reef ecology. - In: HELDMAIER, G., LANGE, O. L., MOONEY, H. A. & SOMMER, U. (eds.): Ecological Studies, **102**: 465 S.; Stuttgart (Springer).

STEARN, C. W. (1982): The shapes of Paleozioc and modern reefbuilders: a critical review. - Paleobiology, **8** (3): 228-241; Chicago.

STEUBER, Th. (1993): Stable carbon and oxygen isotope compositions of rudist shells. - Proc. 3rd. Int. Conf. on Rudists: 61; Mexico.

STOLICZKA, F. (1873): Cretaceous fauna of southern India. The Corals or Anthozoa, with notes on the Sponges, Foraminifera, Arthrozoa and Spondylozoa. - Palaeont. Indica, ser. 8 (4): 130-202; Calcutta.

SUCIC, Z. S. (1953): Contributions to the knowledge of the geological construction of the mountains Ozren and Devica (eastern Serbia). - Geol. An. Balkan. Poluostrva, **21**: 77-123; Beograd.

SUMMESBERGER, H. (1985): Ammonite zonation of the Gosau Group (Upper Cretaceous, Austria). - Ann. Naturhist. Mus. Wien, **87**: 145-166; Wien.

SURARU, M. (1957): Contributii la Cunoasterea faunei de coralieri din cretacicul superior al bazinului Borodului. - Bul. Univ. Babes-Bolyai, **1-2**: 290-295; Cluj.

– – (1961): Forme doi de coralieri din cretacicul superior al Bazinuöui Borodului. - Studii cercet. Geologie, **4**: 653-665; Bucuresti.

THURMANN, J. & ÉTALLON, A. (1861-1864): Lethea bruntrutana. Etudes paléontologiques et stratigraphiques sur le Jura bernois et en particulier les environs de Porrentruy. - Mém. Soc. Suisse Sci. nat., **18-20**: 1-500; Zürich.

TOMES, R. F. (1885): Observations on some imperfectly known Madreporaria from the Cretaceous formation of England. - Geol. Mag. Dec. III, **2** (12): 550 S.; London.

– – (1893): Observations on the affinities of the genus *Astrocoenia*. - Quart. Journ. Geol. Soc. London, **49**: 569-573; London.

TRAUTSCHOLD, H. (1886): Le Néocomien de Sably en Crimée. - Tr. Imper. St. Petersburg. Obsh. Estestv., **15** (4): 119-129; St. Petersburg.

TRAUTH, F. (1911): Die oberkretazische Korallenfauna von Klogsdorf in Mähren. - Mähr. Landesmus., Z., **11**: 1-104.; Brünn.

TURNŠEK, D. (1968): Hidrozoji in korale iz jurskih in krednih skladov v juznozahodni Jugoslaviji. - Razpr. Slov. Akad. Znan. Umetn. (4), **11**: 351-376; Ljubljana.

– – (1972): Upper Jurassic corals of southern Slovenia. - Razpr. Slov. Akad. Znan. Umetn. (4), **15** (6): 147-265; Ljubljana.

– – (1994): Upper Cretaceous reef building colonial corals of Gosau facies from Stranice near Slovenske Konjice (Slovenia). - Razpr. Slov. Akad. Znan. Umetn. (4), **35** (1): 3-41; Ljubljana.

TURNŠEK, D. & BUSER, S. (1974): The lower Cretaceous corals, hydrozoans and chaetetids of Branjska Planota and Trnovski Gozd. - Razpr. Slov. Akad. Znan. Umetn. (4), **17** (2): 85-124; Ljubljana.

– – (1976): Cnidarian fauna from the senonian breccia of Banjska Planota (NW-Yugoslavia). - Razpr. Slov. Akad. Znan. Umetn.i (4), **19** (3): 39-88; Ljubljana.

TURNŠEK, D. & MIHAJLOVIC, M. (1981): Lower Cretaceous cnidarians from eastern Serbia. - Razpr. Slov. Akad. Znan. Umetn. (4), **23** (1): 1-53; Ljubljana.

TURNŠEK, D. PLENICAR, M. & ŠRIBAR, L. (1992): Lower Cretaceous fauna from Slovenski Vrh near Kocevle (South Slovenia). - Razpr. Slov. Akad. Znan. Umetn. (4), **33** (8): 129-180; Ljubljana.

TURNŠEK, D. & POLŠAK, A. (1978): Senonian colonial corals from the biolithite complex of Oresje on Mt. Medvednica (NW Yugoslovia). - Razpr. Slov. Akad. Znan. Umetn. (4), **21** (4): 129-180; Ljubljana.

TYSON, R. V. & FUNNELL, B. M. (1987): European Cretaceous shorelines, stage by stage. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **59**: 69-91; Amsterdam.

VAUGHAN, T. W. & WELLS, J. W. (1943): Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia. - Spec. Papers, Geol. Soc. Amer., **44**: 1-363; Baltimore.

VERON, J. E. N. (1993): Corals of Australia and the Indo-Pacific. - 644 S.; North Ryde (Angus & Robertson).

Vidal, A. (1980): Los Scleractinia de Collades de Bastús (Con.-Sant., prepirineo de la provincia de Lérida). - Publ. Geol. Univ. Autón. Barcelona, **11**: 1-94; Barcelona.

WAGREICH, M. (1988): Sedimentologie und Beckenentwicklung des tieferen Abschnittes (Santon-Untercampan) der Gosauschichtgruppe von Gosau und Russbach (Oberösterreich-Salzburg). - Jb. Geol. Bundesanst. Wien, **131**: 663-685; Wien.

– – (1992): Correlation of Late Cretaceous nannofossil zones with ammonite zones and planktonic Foraminifera: the Austrian Gosau sections. - Cretaceous Res., **13**: 505-516; London.

WAGREICH, M. & FAUPL, P. (1994): Palaeogeography and geodynamic evolution of the Gosau Group of the Northern Calcareous Alps (Late Cretaceous, Eastern Alps, Austria). - Palaeogeogr., Palaeolimatol., Palaeoecol., **110**: 235-254; Amsterdam.

WALLACE, J. & SCHAFERSMAN, S. D. (1977): Patch-reef ecology and sedimentology of Glovers Reef Atoll, Belize. - In: FROST, S. H., WEISS, M. P. & SAUNDERS, J. B. (eds): Reefs and related carbonates - Ecology and sedimentology. - AAPG Studies in Geology, **4**: 37-52; Tulsa.

WEBER, J. N. & WHITE, E. W. (1977): Caribbean reef corals *Montastraea annularis* and *Montastraea cavernosa* - Longterm growth data as determined by skeletal X-radiography. - In: FROST, S. H., WEISS, M. P. & SAUNDERS, J. B. (eds): Reefs and related carbonates - Ecology and sedimentology. - AAPG Studies in Geology, **4**: 171-180; Tulsa.

WELLS, J. W. (1932): Corals of the Trinity Group of the Comanchean of Central Texas. - J. Paleont., **6** (3): 225-256; Menashe

– – (1944): Cretaceous, Tertiary and recent corals, a sponge, and an alga from Venezuela. - J. Paleont., **18** (5): 429-447; Menashe.

– – (1956): Scleractinia. - In: MOORE, C. R. (ed.): Treatise on Invertertebrate Paleontology, Part F: 328-444; Lawrence

– – (1967): Corals as bathometers. - Mar. Geol., **5**: 349-365; Amsterdam.

WILLE-JANOSCHEK, U. (1966): Stratigraphie und Tektonik der Schichten der Oberkreide und des Alttertiärs im Raume von Gosau und Abtenau (Salzburg). - Jb. Geol. Bundesanst. Wien, **109**: 91-172; Wien.

WILMSEN, M. (1996): Flecken-Riffe in den Kalken der „Formación de Altamira" (Cenoman, Cobreces/-Toñanes-Gebiet, Prov. Kantabrien, Nord-Spanien): Stratigraphische Position, fazielle Rahmenbedingungen und Sequenzstratigraphie. - Berliner geowiss. Abh., (E), **18**: 353-373; Berlin.

WIJSMAN-BEST, M. (1974): Habitat-induced modification of reef corals (Faviidae) and its consequences for taxonomy. - Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp., Brisbane, 2, Great Barrier Reef Commitee: 217-228; Brisbane.

WRAY, J. L. (1977): Calcareous algae. - Develop. Palaeont. Stratigr., **4**: 185 S.; Amsterdam.

WYSSLING, G. (1986): Der frühkretazische helvetische Schelf im Vorarlberg und im Allgäu - Stratigraphie, Sedimentologie und Paläogeographie. - Jb. Geol. Bundesanst. Wien, **129** (1): 161-265; Wien.

YABE, H. & EGUCHI, M. (1936): *Eohydnophora*, a new genus of Cretaceous corals. - Proc. Imp. Acad. Tokyo, **12** (5): 141-143; Tokyo.

YONGE, C. M. (1963): The biology of coral reefs. - In: RUSSELL, F. S. (ed.): Advances in marine biology, **1**: 209-260; London (Academic Press).

– – (1973): The nature of reef-building (hermatypic) corals. - Bull. mar. Sci., **23** (1): 1-15; Miami.

ZACHER, W. (1973): Das Helvetikum zwischen Rhein und Iller (Allgäu-Vorarlberg). Tektonische, paläontologische und sedimentologische Untersuchungen. - Geotekt. Forsch., **44**: 1-74; Stuttgart.

ZIEGLER, P. A. (1988): Evolution of the Actic-North Atlantic and Western Tethys. - AAPG Mem., **43**: 198 S.; Tulsa.

ZLATARSKI, V. (1968): *Paraclausastrea*, un nouveau genre de madréporaire de l'Aptien de la Bulgarie du Nord. - Spis. Bulg. Geol. Druzh., **29**: 159-171; Sofia.

ANHANG

Probenbezeichnung	Region	Hochwert	Rechtswert
WS 8	Windecksattel	52 49930	35 85340
MAT 25	Seealpe	52 49840	35 87610
MAT 33	Mahdtal	52 50095	35 85500
MAT 38	untere Gottesackerwände	52 50130	35 86230
WS 51	Windecksattel	52 50055	35 84705
SEA 65	Seealpe	52 50040	35 87220
HW 104	Kurenwald	52 48750	35 87280
OG 119	Mahdtal	52 49160	35 86210
MAT 124	Mahdtal	52 49160	35 86610
ME 158	Mitteleck	52 50230	35 84400
HW 193	Hoflewald	52 49560	35 87290
MAT 217	Mahdtal	52 49659	35 86530
OG 226 L-1, -2, -3	Obere Gottesackerwände	52 48890	35 84460
HD 247	Hoher Dolen	52 48430	35 83780
HD 252	Hoher Dolen	52 48480	35 83810
GL 253	Gottesackerloch	52 48310	35 84600
ME 283	Mitteleck	52 50380	35 83810
ME 286	Mitteleck	52 50440	35 83830
OG 296	Obere Gottesackerwände	52 49180	3585880
OG 313	Obere Gottesackerwände	52 48750	35 85320
MER-8, -10, -23, -24, MBR	Schwarzenberg	52 55425	35 93430
MER-81	Lochbachstrasse	52 55300	35 93420
MER-9, -13, -53, H-KU 793, H-KU 784	Falkenberg	52 54825	35 92450
MER-27	Engekopf	52 47800	35 87200
UG-10a, -3, -2/1-4, -2/4, -7b, -2-II, -2	untere Gundalpe	52 54820	35 87750
BA-1 bis 8	Brandalpe	52 48250	35 83880
MER-14	Kurental	52 48250	35 85990

Probenpunkte des Allgäuer Schrattenkalkes mit Rechts- und Hochwerten

Zitteliana	21	99–158	9 Tafeln	München, 1. 10. 1997	ISSN 0373-9627

Bivalven, Gastropoden und Serpuliden aus den Branderfleckschichten (Cenoman) der Fahrenbergmulde (Nördliche Kalkalpen, Bayern): Taxonomie und Palökologie

Von

KLAUS SMETTAN

Mit 9 Abbildungen und 9 Tafeln

KURZFASSUNG

Aus den Branderfleckschichten (Cenoman) der Fahrenbergmulde (Nördliche Kalkalpen, Bayern) werden 73 Bivalven-, 33 Gastropoden- und 4 Serpulidenarten beschrieben. Es können zwei autochthone Faunenvergesellschaftungen (*Pinna* sp.-*Gervillia* cf. *solenoidea*- und *Idonearca mailleana*-?*Lunatia lyrata*-Vergesellschaftung) sowie eine parautochthone Vergesellschaftung (*Rhynchostreon plicatulum*-*Torquesia vibrayeana*-Vergesellschaftung) unterschieden werden. Als Lebensraum der *I. mailleana*-*L. lyrata*-Vergesellschaftung wird vollmariner Schlickboden unterhalb der Wellenbasis des offshore-Bereichs, für die *Pinna* sp.-*G. solenoidea*-Vergesellschaftung der mittlere bis untere Bereich eines flach abfallenden Sandfächers (fan) als Lebensraum angenommen. Die *Rhynchostreon*-*Torquesia*-Vergesellschaftung ist hingegen eine Mischfauna und enthält neben typischen Vertretern der *Pinna* sp.-*G. solenoidea*-Vergesellschaftung auch allochthone Faunenelemente einer Karbonatfazies.

ABSTRACT

73 bivalves representing the superfamilies Nuculacea, Limopsacea, Mytilacea, Pinnacea, Dimyacea, Plicatulacea, Pteriacea, Pectinacea, Anomiacea, Limacea, Ostreacea, Lucinacea, Crassatellacea, Cardiacea, Solenacea, Arcticacea, Veneracea, Hiatellacea, Pholadomyacea, 33 gastropods representing the superfamilies Trochacea, Neritacea, Architectonicacea, Hipponicacea, Cerithiacea, Stombacea, Naticacea, Volutacea, Muricacea, Nerineacea, Acteonacea and 4 taxa of serpulida are described from mid Cretaceous (Cenomanian) Branderfleck member of the Bavarian Alps (Northern Calcerous Alps).

Three assemblages can be distinguished: *Pinna* sp.-*Gervillia* cf. *solenoidea* assemblage in sandstone, *Idonearca mailleana*-?*Lunatia lyrata* in marl, and *Rhynchostreon plicatulum*-*Torquesia vibrayeana* in silty sandstones.

1. EINLEITUNG

Von den Invertebratenfaunen der Kreide der Nördlichen Kalkalpen liegen für die Gastropoden durch KOLLMANN (1965, 1976-1982), RAHMAN (1967), und WOLFF (1970), sowie für die Ammoniten durch IMMEL (1979, 1987) einige Neubearbeitungen vor. Hingegen wurden die Bivalven und Serpuliden, abgesehen von der monographischen Neubearbeitung einiger Pectinidengruppen durch DHONDT (1972a,b; 1973a,b; 1975; 1981) bisher nur in wenigen Arbeiten berücksichtigt. Diese enthalten darüber hinaus meist nur unkommentierte Fossillisten. Nach einer ersten kurzen Erwähnung der Fauna aus der mittleren Kreide der Urschlau durch EMMRICH (1853) lieferte GUMBEL (1861) einen ersten ausführlichen Überblick über die kalkalpinen Faunen. ZITTEL (1865/66) befaßte sich teilweise auch mit Bivalven der

Adresse: Diplom-Geologe KLAUS SMETTAN, Riedleiten 1, D-83080 Oberaudorf

Mittelkreide, da von ihm die cenomanen Vorkommen vom Losenstein irrtümlicherweise der Gosau zugerechnet wurden.

Der Versuch einer monographischen Bearbeitung der Cenomanvorkommen des Ammergebirges erfolgte durch SOHLE (1897). SCHLOSSER (1904, 1909, 1924) erstellte in mehreren Arbeiten einen zusammenfassenden Überblick über die Cenomanfauna der gesamten Bayerischen Alpen, der jedoch im wesentlichen nur Fossillisten enthält. Hierbei erwähnt er in seiner letzten Arbeit (SCHLOSSER 1924) 40 Arten unter der Lokalitätsbezeichnung Niederaudorf. Das Vorkommen in der Nähe von Niederaudorf wurde bereits 1913/14 durch HASEMANN entdeckt, der jedoch seine Arbeit erst 1929 mit einer 11 Arten umfassenden Fossilliste veröffentlichen konnte.

Spätere Arbeiten (NOTH 1926, ZEIL 1954,1955, KRUSE 1964) übernahmen bzw. ergänzten meist nur diese Fossillisten ohne entsprechende Beschreibung der aufgeführten Arten. Lediglich die 30 Arten umfassende Fossilliste von WOLFF (1968) revidiert teilweise die Bestimmungen von SCHLOSSER (1924). Darüber hinaus liegt von DHONDT (1987) die Bearbeitung einer Bivalvenfauna aus der Gosau vor.

Mit der hier vorgelegten Arbeit soll nunmehr anhand von Neuaufsammlungen der Versuch einer Neubearbeitung der Gastropoden- und Bivalvenfauna sowie der Serpuliden der cenomanen Branderfleckschichten der Fahrenbergmulde unternommen werden.

Diese Studie stellt einen Teil einer 1990 abgeschlossenen Diplomarbeit dar und berücksichtigt die Literatur bis 1990. Lediglich in einigen Fällen konnte zusätzlich jüngere Literatur eingearbeitet werden.

1.1 GEOLOGISCHER RAHMEN UND FUNDPUNKTE

Die ca. 3 km nordwestlich von Oberaudorf (Abb. 1) gelegene Fahrenbergmulde ist eine Teilmulde des Bayerischen Synklinoriums, das zum Hochbajuvarikum (Lechtaldecke) der Nördlichen Kalkalpen gehört. Die mittelkretazischen Branderfleckschichten liegen hierin diskordant bzw. transgressiv auf oberjurassischen Aptychenschichten, teilweise auch, soweit noch vorhanden, auf unterkretazischen Neokom-Aptychenmergeln.

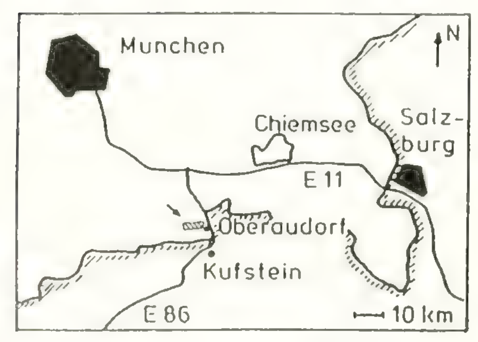


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes.

Der Fundort wurde in der Literatur bisher als ‚Niederaudorf', (HASEMANN 1929, IMMEL 1979), bzw. ‚Niederaudorfer Berg' (SCHLOSSER 1924), bezeichnet. IMMEL (1987) führte, um die Lage der Fundstelle exakter zu beschreiben, die Bezeichnung ‚Riedleiten' entsprechend den umliegenden Höfen ein. Da jedoch Reste der cenomanen Branderfleckschichten in der gesamten Fahrenbergmulde vorhanden sind und die beschriebenen Fossilfunde aus dem gesamten Bereich stammen, wird im folgenden der Fundortbezeichnung ‚Fahrenbergmulde' der Vorzug gegeben.

Innerhalb der fossilführenden Branderfleckschichten der Fahrenbergmulde lassen sich zwei Lithofaziestypen unterscheiden:

- Litharenite

Insbesondere an den beiden Muldenschenkeln finden sich massige, beige-braun verwitternde Sandsteine, die im frischen Anschlag eine graue bis schwarzblaue Färbung zeigen. Die Sandfraktion des Gesteins besteht im wesentlichen (bis zu 70 %) aus Quarzkörnern und Chert-Klasten. An einzelnen Stellen konnte auch ein höherer Anteil an Karbonat- und Bioklasten, meist in Verbindung mit Pflanzenhäcksel festgestellt werden. Eine Schichtung oder Bankung ist in der Regel nicht zu erkennen.

Die Litharenite entsprechen in ihrer Ausbildung dem Basalabschnitt I bei GAUPP (1982).

- Graublaue Mergel

Im Muldenkern stehen an mehreren Stellen, insbesondere im östlichen Teil graublaue strukturlose Mergel und Kalkmergel an. Bedingt durch die starke tektonische Überprägung, infolge der die Fahrenbergmulde abschneidenden Wildbarrenstörung, verwittern die Mergel meist tiefgründig zu polygonalen Bruchstücken.

Die Mergel entsprechen dem unteren Mergelabschnitt II bei GAUPP (1982). In diese können dm- bis m-mächtige Feinsandsteine eingelagert sein, die in ihrer Ausbildung den Lithareniten entsprechen.

Die Gesteine der Branderfleckschichten in der Fahrenbergmulde werden weitgehend von einem quartären Moränenschleier überdeckt, so daß langfristige Aufschlüsse nur in den Bachanrissen vorhanden sind.

1.2 STRATIGRAPHIE

Die Branderfleckschichten reichen nach GAUPP (1982) vom unteren Cenoman als Transgressionsbasis bis in das Santon. Aufgrund der stratigraphischen Verbreitung einiger typischer Fossilien, einschließlich der ausgewerteten Mikrofossilien (vgl. Abb. 2), kann das Alter der Branderfleckschichten der Fahrenbergmulde als unteres Mittelcenoman (*Rotalipora reicheli*-Zone) bestimmt werden. Ein stratigraphischer Unterschied zwischen Mergel- und Sandsteinfazies konnte nicht festgestellt werden.

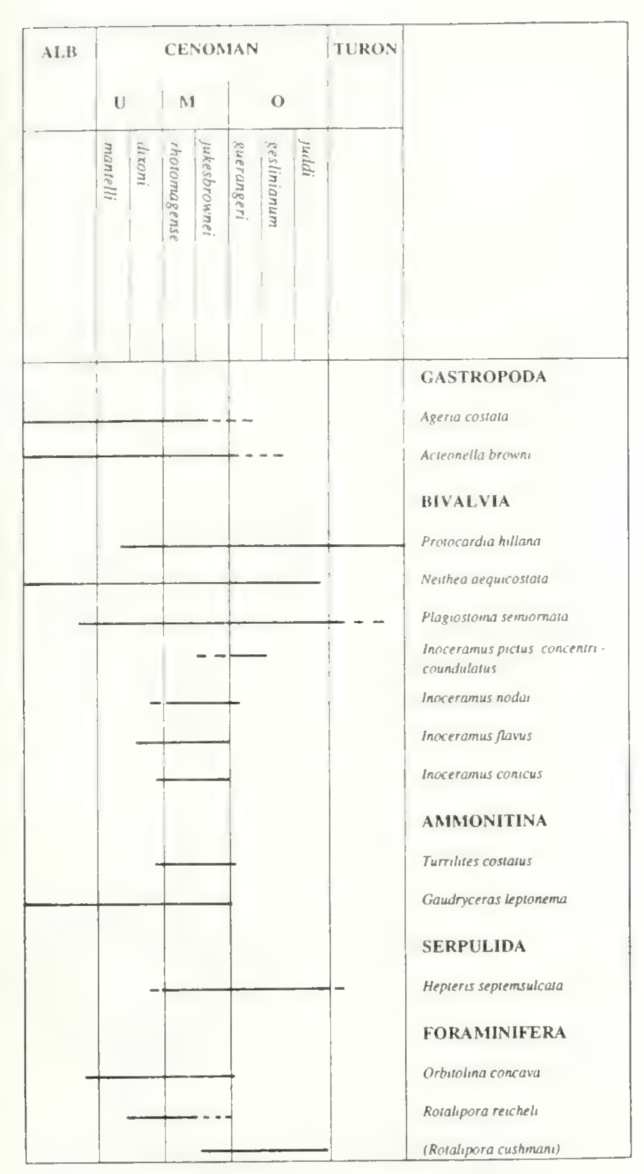


Abb. 2: Stratigraphische Verbreitung ausgewählter Fossilien der Branderfleckschichten der Fahrenbergmulde.

1.3 MATERIAL UND ARBEITSMETHODE

Das Fossilmaterial für diese Arbeit stammt aus Aufsammlungen des Verfassers in den Jahren 1978-1989. Hierbei konnten auch mehrere temporäre Aufschlüsse bei der Neuanlage von Forstwegen genutzt werden. Neben den hier beschriebenen Bivalven, Gastropoden und Serpuliden enthält die Makrofauna Vertreter aus den Gruppen der Cephalopoda (Nautiliden und Ammoniten), Echinodermata, Tentaculata und Cnidaria, wobei jedoch lediglich die Ammoniten durch Mehrfachfunde belegt sind. Die Ammonitenfunde wurden teilweise bereits durch Immel (1979) beschrieben.

Die Fossilien liegen zum größten Teil in Schalenerhaltung vor, jedoch ist insbesondere in den Sandsteinen die Schale oft so fest mit dem umgebenden Gestein verbacken, daß nur die Steinkerne geborgen werden konnten. In den Mergeln hingegen sind die Schalen bzw. Gehäuse häufig deformiert, so daß insbesondere bei den Muscheln eine genaue Ermittlung des Längen/Höhenverhältnisses nur eingeschränkt möglich war. Der hohe Anteil an cf.- bzw. sp.-Bestimmungen begründet sich in der Tatsache, daß einerseits bei vielen Exemplaren der Bivalven das Schloß und/oder die Ligamentregion nicht entsprechend freipräpariert werden konnte, es aber andererseits auch die Absicht war, keine spekulativen Artbestimmungen vorzunehmen.

Als Vergleich stand das Sammlungsmaterial der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie zur Verfügung. Das Originalmaterial zu den Fossillisten Schlossers (1924) ist jedoch kriegsbedingt weitgehend verloren gegangen. Darüber hinaus konnte Material der Sammlung des Geologischen Institutes der ETH Zürich, des Naturhistorischen Museums Wien sowie des Naturkundlichen Museums zu Allerheiligen in Schaffhausen eingesehen werden. Für die systematische Klassifizierung wurde bei den Bivalven aus Gründen der Einheitlichkeit weitgehend die Gliederung des Treatise (Moore 1969, 1971), bei den Gastropoden die von Wenz (1938-1944) und Zilch (1959-1960) beibehalten, auch wenn diese nicht immer dem neuesten Stand der Forschung entspricht. In Einzelfällen wird insbesondere bei den Gastropoden auf die abweichende Systematik neuerer Arbeiten (Wolff 1970, Kollmann 1976, 1978, 1979, 1982) verwiesen.

Um den Rahmen einer Diplomarbeit, in dem diese Bearbeitung der Fauna erfolgte, nicht zu sprengen, wurde bei der Erstellung der Synonymielisten lediglich die Erstbeschreibung der jeweiligen Art sowie Zitate von Funden aus den Nördlichen Kalkalpen aufgenommen. Hierbei ist zu beachten, daß sich ein Großteil dieser Zitate nur auf Fossillisten bezieht und daher nur unter Vorbehalt zu bewerten ist.

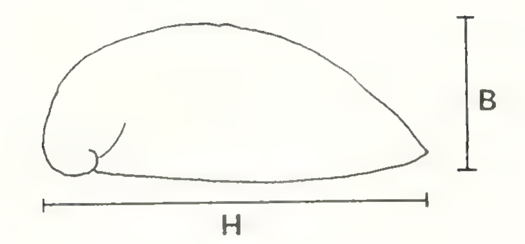
Das Belegmaterial wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München unter der Inventarnummer BSP 1990 VI aufbewahrt.

2. SYSTEMATISCHER TEIL

Stamm Mollusca

Klasse Bivalvia Linné, 1758

Vorbemerkung: Die Maße in mm wurden nach dem in Abb. 3 ersichtlichen Schema genommen. Soweit offensichtlich deformierte Gehäuse vermessen wurden, wurden die entsprechenden Meßwerte in Klammern gesetzt. Die Buchstaben RK und LK stehen für rechte bzw. linke Klappe. Die Begriffe groß, mäßig bzw. mittelgroß und klein beziehen sich auf den größten Schalendurchmesser, sei es Länge oder Höhe, und stehen für die Richtwerte >60 mm, 20 - 60 mm, <20 mm.



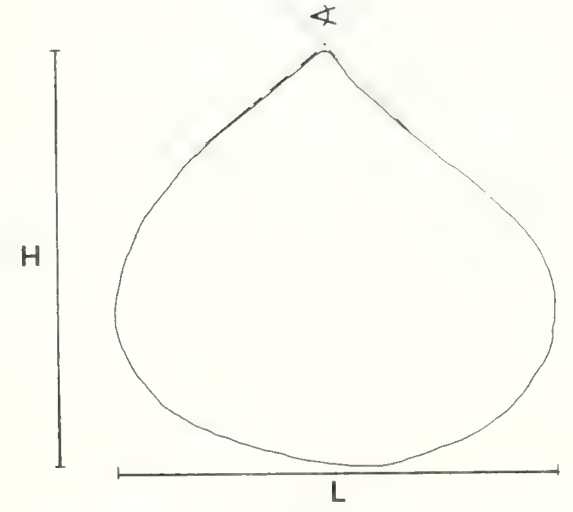


Abb. 3: Orientierung und Maßschema der Bivalven. H = Höhe, L = Länge, B = Breite (Wölbung), > = Wirbel-Offnungswinkel

Unterklasse Palaeotaxodonta KAROBKOV, 1954

Ordnung Nuculoida DALL, 1889

Überfamilie Nuculacea GRAY, 1824

Familie Nuculidae GRAY, 1824

Gattung *Nucula* LAMARCK, 1799

? *Nucula* sp.
Taf. 1, Fig.1

? 1924 *Nucula pectinata* SOWERBY - SCHLOSSER: 86

Material: 1 Steinkern.

Maße:	H	L
1990 VI 814	8,9	14

Beschreibung: Der kleine flach gewölbte Steinkern mit querelliptischem Umriß läßt deutlich ein palaeotaxodontes Schloß erkennen.

Diskussion: In älteren Arbeiten wurden meist sämtliche kleinen Muscheln mit querelliptischem Umriß zur Gattung *Nucula* gestellt. Von den zahlreichen Exemplaren aus der Kreide der NKA in der Münchner Sammlung ist bei einem einzigen Exemplar aus dem Alb des Tennboden das Schloß zu erkennen. Alle übrigen Exemplare sind als fragliche Bestimmungen zu betrachten. Eine genauere Bestimmung der vorliegenden Klappe ist aufgrund der schlechten Erhaltung nicht möglich.

Stratigraphie und Verbreitung: Kreide - rezent; Kosmopolit.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: infaunal, Detritusfresser.

Unterklasse Pteriomorphia BEURLEN, 1944

Ordnung Arcoida STOLITCZKA, 1871

Überfamilie Arcacea LAMARCK, 1809

Familie Arcidae LAMARCK, 1809

Gattung *Arca* LINNÉ, 1758

Arca carteroni D'ORBIGNY, 1844
Taf. 1, Fig. 2, 3

1844 *Arca Carteroni* n. sp. - D'ORBIGNY: 202, Taf. 309, Fig. 4-8.
? 1865 *Cucullaea gosaviensis* n. sp. - ZITTEL: 174, Taf. 10, Fig. 4.
v 1924 *Arca galliennei* D'ORBIGNY - SCHLOSSER: 86.

Material: 2 doppelklappige Schalenexemplare, 1 Einzelklappe.

Maße:	L	H	B	H:L
1990 VI 638	35,5	14,9	4,5	0,42
1990 VI 838	36,0	14,3	-	0,39
1990 VI 622	68,8	27,0	9,2	0,40

Beschreibung: Mittelgroße bis große, stark inaequilaterale Klappen mit querrhomboidalem Umriß, deren breiter, nicht allzu stark gewölbter Wirbel den geraden Schloßrand etwas überragt. Der Schloßrand bildet mit dem kurzen Vorderrand einen spitzen bis annähernd rechten Winkel, während er auf den Hinterrand in stumpfem Winkel trifft. Die Übergänge vom etwas schiefen, in der Mitte leicht sinusförmig eingesenkten Ventralrand zum Vorder- und Hinterrand sind konvex gerundet. Die Oberfläche ist dicht mit feinen Radiärrippen und schwächeren Zwischenrippen besetzt, wobei im hinteren Teil der Klappe ein Zurücktreten der Berippung zu erkennen ist. Die Berippung wird von konzentrischen Anwachssäumen und dazwischenliegenden feineren Anwachsfäden überprägt.

Diskussion: Große Exemplare dieser Art gleichen *Arca galliennei*, die jedoch eine kleinere Cardinalarea und einen eher trapezoidalen Umriß hat. Das Höhen/Längen-Verhältnis des vorliegenden Materials von ca. 0,4 entspricht sehr gut den bei ANDERT (1934) für *Arca carteroni* angegebenen Werten. In naher Verwandschaft oder Synonymie zu dieser Art stehen *Arca elegans* D'ORBIGNY und *Arca santae-crucis* PICTET & CAMPICHE, die sich durch einen stärkeren Sinus am Ventralrand unterscheiden sollen. Die von ANDERT (1934) angenommene Synonymie mit *Cucullaea gosaviensis* wird von DHONDT (1987) bezweifelt. Sie nimmt eine Synonymie von *C. gosaviensis* mit *Arca aquisgranensis* HOLZAPFEL an. Diese hat jedoch zwei kräftige Rippen am Hinterende der Klappen. Eine ausführliche Synonymieliste für *A. carteroni* gibt ANDERT (1934).

Stratigraphie und Verbreitung: Apt - Santon; Frankreich, England, Sachsen, Tschechien, Nördliche Kalkalpen (Gosau).

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: semiinfaunal.

Familie Parallelodontidae DALL, 1898

Gattung *Nanonavis* STEWART, 1930

Nanonavis carinata (SOWERBY, 1813)
Taf. 1, Fig. 4a, b

1844 *Arca carinata* n. sp. - SOWERBY: 95, Taf. 44, Fig. 2.
v 1897 *Arca* cfr. *tricarinata* GEINITZ - SOHLE: 35, Taf. 3, Fig. 11.
v 1924 *Arca carinata* SOWERBY - SCHLOSSER: 86.
v 1968 *Arca carinata* SOWERBY - WOLFF: 314.
v 1968 *Arca securis* D'ORBIGNY - WOLFF: 314.

Material: 9 meist zweiklappige Exemplare, z.T. in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L	B
1990 VI 409	14,9	24,0	11,5
1990 VI 707	13,2	21,3	10,0
1990 VI 414	6,6	15,6	-
1990 VI 411	13,9	21,0	-

Beschreibung: Kleine bis mittelgroße inaequilaterale Klappen mit trapezoidalem bis elongat trapezoidalem Umriß. Der kräftige, breite Wirbel ragt über die sehr lange, gerade Zahnleiste hinaus. Vom Wirbel zieht eine scharfe Kante zum Hinterende der Ventralseite und trennt ein konkaves Feld am Hinterende der Klappe ab. Dieses wird durch einen geraden, manchmal auch konkaven Hinterrand abgeschlossen. Am Vorderrand biegt die Ventralseite gleichmäßig zum Dorsalrand um und bildet mit diesem einen spitzen Winkel. Die feine radiäre Berippung, die im Vorderteil besonders deutlich hervortritt, wird von dünnen welligen sowie unregelmäßig auftretenden stärkeren Anwachslinien (Wachstumsschübe?) gekreuzt.

Die Art gilt als Typusart für die Gattung *Nanonavis*.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Cenoman; Frankreich, England, Sachsen, Nördliche Kalkalpen (Lichtenstättgraben).

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: semiinfaunal, Suspensionsfiltrierer.

Familie Cucullaeidae STEWART, 1930

Gattung *Idonearca* CONRAD, 1862

Idonearca mailleana (D'ORBIGNY, 1844)
Taf. 1, Fig. 5a, b

1844 *Arca Mailleana* n. sp. - D'ORBIGNY: 229, Taf. 318, Fig. 3-7.
1897 *Cucullaea Urschelaviensis* n. sp. - SOHLE: 36, Taf. 7, Fig. 9.
p. 1924 *Cucullaea glabra* SOWERBY - SCHLOSSER: 84.
1924 *Cucullaea Mailleana* D'ORBIGNY - SCHLOSSER: 86.
1968 *Cucullaea mailleana* D'ORBIGNY - WOLFF: 314.

Material: ca. 25 meist zweiklappige Schalenexemplare und Steinkerne.

Maße:	H	L	B
1990 VI 859	18,5	24,6	-
1990 VI 815	18,0	21,0	6,0
1990 VI 858	18,7	22,5	-
1990 VI 860	18,0	21,5	6,1

Beschreibung: Mittelgroße, mäßig- bis hochgewölbte inaequilaterale Klappen mit schiefem Ventral- und geradem Schloßrand. Vom prosogyren Wirbel zieht eine meist scharfe Kante spitzwinklig zur Ventralseite und trennt somit den hinteren Teil der Schale ab. Dieses Feld wird durch einen ebenso starken Mediankiel zweigeteilt. Die Skulptur besteht aus deutlichen konzentrischen Anwachsstreifen und rudimentären Radialrippen, die vor allem am Vorderrand, vereinzelt auch im Bereich der Kante zum steilen hinteren Teil der Klappe auftreten.

Diskussion: Die beste Beschreibung für obige Art lieferte SOHLE (1897), wobei er den neuen Artnamen *C. Urschlaviensis* vergab. SCHLOSSER (1924) hielt diese Art sowie die ebenfalls von SOHLE (1897) neubeschriebene *C. ettalensis* für synonym mit *C. glabra* SOWERBY. Von dieser Art unterscheidet sich jedoch die hier vorliegende *I. mailleana* durch den deutlichen Mediankiel, der den hinteren Teil der Klappe zweiteilt, den mäßig bis deutlich schiefen Ventralrand und die auf den vordersten Teil der Klappe beschränkte radiäre Berippung. Eine Ähnlichkeit besteht zu *C. fittoni* (PICTET & CAMPICHE), die jedoch einen weniger schiefen Ventralrand aufweist.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Mittelturon; Frankreich, England, Indien, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: semiinfaunal bis flach eingegraben.

Idonearca aff. *matheroniana* (D'ORBIGNY, 1845)
Taf. 1, Fig. 6a, b

aff. 1845 *Arca Matheroniana* n. sp. - D'ORBIGNY: 238, Taf. 325, Fig. 1-4.

Material: 1 zweiklappiges Schalenexemplar.

Maße:	H	L
1990 VI 102	71	71

Beschreibung: Hochgewölbte, dickschalige, stark inaequilaterale Klappen mit subtrigonalem bis rhombischem Umriß. Vom leicht opisthogyren Wirbel zieht eine scharfe Kante im Winkel von ca. 100° zur Ligamentleiste zum spitzwinkligen Hinterende des Ventralrandes. Mit der Kante fällt die Schale fast rechtwinklig zum geraden Hinterrand ab. Der Vorderrand ist konvex und geht kontinuierlich in den schiefen, fast geraden Ventralrand über. Die Skulptur besteht aus kräftigen, konzentrischen Anwachsstreifen, die von einer dichtstehenden, radialen Striemung gekreuzt werden.

Diskussion: Vorliegende Form ähnelt am stärksten *Idonearca matheroni*, unterscheidet sich jedoch von dieser durch den schiefen Ventralrand und den viel steileren Abfall des Hinterendes der Klappen. Eine ausführliche Diskussion zur Artdiagnose sowie eine Synonymieliste geben DHONDT & DIENI (1993).

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: semiinfaunal.

Idonearca sp.

Taf. 1, Fig. 7a, b

Material: 1 Steinkern mit Schalenresten.

Maße:	H	L
1990 VI 805	56	82

Beschreibung: Große, mäßig gewölbte Klappe mit elongat trigonalem Umriß. Vom relativ kleinen Wirbel zieht ein kräftiger Rücken schräg zum Hinterende des Ventralrandes und trennt somit den mäßig steil abfallenden, dreieckigen hinteren Teil der Klappe ab. Der von der schmalen länglichen Ligamentarea herabziehende Hinterrand ist gerade, während der sehr schiefe Ventralrand mit dem Vorderrand zu einem einzigen Kreisbogensegment verschmilzt. Die Skulptur besteht aus konzentrischen und feineren radialen Rippen.

Diskussion: Die feine Radialberippung spricht für eine Zuordnung zur Gattung *Idonearca*. In der verfügbaren Literatur wurde keine auf obige Beschreibung passende Art gefunden. *I. matheroni* ist viel höher gewölbt, hat eine kürzere und breitere Ligamentarea, eine gedrungenere Form und einen steiler abfallenden hinteren Teil der Klappe. Eine Ähnlichkeit besteht zu den bei Zittel (1865, S. 169, Taf. 10, Fig. 3a-d) als *Cucullaea chiemiensis* abgebildeten Klappen. Diese wurde zwar von Dhondt (1987) als synonym mit *I. matheroni* angesehen, was aber aufgrund obiger Kriterien für das hier beschriebene Material auszuschließen ist.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: semiinfaunal.

Da folgende drei Formen nicht eindeutig zugeordnet werden konnten, wurden sie zur Sammelgattung *Cucullaea* Lamarck 1801 gestellt.

Cucullaea sp. Typ 1

Taf. 1, Fig. 8

Material: 1 RK in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L
1990 VI 597	20,6	32,3

Beschreibung: Mittelgroße, dickschalige, mäßig gewölbte Klappe mit subtrigonal bis elongat rhombischem Umriß. Vom kräftigen Wirbel zieht eine deutliche Kante zum Hinterende des Ventralrandes und trennt somit ein Feld ab, das durch einen weiteren Kiel zweigeteilt wird. Die Schalenoberfläche ist von kräftigen konzentrischen Anwachsstreifen überzogen.

Diskussion: Auch wenn die Klappe nicht allzu hoch gewölbt ist, erinnert sie mit ihrem geraden Ventralrand an ein kleines Exemplar von *I. matheroni*. Von *I. mailleana* unterscheidet sich vorliegende Klappe durch die Dickschaligkeit, den elongaten Umriß und den zur Dorsalseite fast parallelen Ventralrand.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: semiinfaunal.

Cucullaea sp. Typ 2

Taf. 1, Fig. 9

Material: 4 Steinkerne.

Maße:	H	L
1990 VI 820	5,4	5,5
1990 VI 395	7,5	7,0

Beschreibung: Kleine stark konvexe Klappen mit subquadratischem Umriß. Der orthogyre, mittständige Wirbel überragt deutlich den Dorsalrand. Ein Schloß ist nicht erhalten. Die Skulptur besteht aus deutlichen Radialrippen.

Diskussion: Der Erhaltungszustand ließ keine genauere Bestimmung zu. Eventuell handelt es sich auch um Juvenilformen.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Tafel 1

Fig. 1: ? *Nucula* sp.; linke Klappe, BSP 1990 VI 814; x 2.
Fig. 2: *Arca carteroni* d'Orbigny; rechte Klappe; BSP 1990 VI 622; x 1.
Fig. 3: *Arca carteroni* d'Orbigny; linke Klappe; BSP 1990 VI 638; x 1.
Fig. 4: *Nanonavis carinata* (Sowerby); a) rechte Klappe, b) Dorsalansicht; BSP 1990 VI 409; a: x 1, b: x 2.
Fig. 5: *Idonearca mailleana* (d'Orbigny); a) rechte Klappe; b) Dorsalansicht; BSP 1990 VI 815; x 1.
Fig. 6: *Idonearca* aff. *matheroni* (d'Orbigny); a) linke Klappe; b) Hinterrand; BSP 1990 VI 102; x 1.
Fig. 7: *Idonearca* sp.; a) rechte Klappe; b) Dorsalansicht; BSP 1990 VI 805; x1.
Fig. 8: *Cucullaea* sp. Typ 1; rechte Klappe; BSP 1990 VI 597; x1.
Fig. 9: *Cucullaea* sp. Typ 2; BSP 1990 VI 395; x 3.
Fig. 10: *Cucullaea* sp. Typ 3; linke Klappe; BSP 1990 VI 859; x 2.
Fig. 11: *Glycymeris obsoletus* (Goldfuss); rechte Klappe; BSP 1990 VI 194; x 1.



SMETTAN, K.: Bivalven, Gastropoden und Serpuliden aus den Branderfleckschichten

Tafel 1

Cucullaea sp. Typ 3
Taf. 1, Fig. 10

Material: 10 Steinkerne z.T. zweiklappig.

Maße:	H	L
1990 VI 821	8	10,5
1990 VI 822	7	10,0

Beschreibung: Kleine, mäßig konvexe Klappen mit subovalem bis subtrigonalem Umriß. Der prosogyre Wirbel ist leicht nach vorne verschoben, z.T. aber auch mittständig. Die Skulptur wird von Radialrippen gebildet, die im hinteren Viertel deutlich breiter ausgebildet sind. Über diese ziehen konzentrische Anwachsstreifen, die sinusförmig undulieren.

Diskussion: Gesamthabitus und der leicht konvexe Ventralrand erinnern an Juvenilformen von *Cucullaea glabra* (SOWERBY). Jedoch erscheint diese Zuordnung unwahrscheinlich, da im Untersuchungsgebiet keine Adultexemplare von dieser Art gefunden wurden. An den betreffenden Fundstellen fand sich nur *Idonearca mailleana* (D'ORBIGNY) als Adultform. Diese Art unterscheidet sich jedoch durch das Fehlen einer durchgehenden Radialberippung und den den hinteren Teil der Klappe zweiteilenden Mediankiel.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Überfamilie Limopsacea DALL, 1895

Familie Glycymerididae NEWTON, 1922

Gattung *Glycymeris* DA COSTA, 1778

Glycymeris obsoletus (GOLDFUSS, 1837)
Taf. 1, Fig. 11

1837 *Pectunculus obsoletus* n. sp. - GOLDFUSS: 160, Taf. 126, Fig. 4.
p. 1865 *Pectunculus Morrotianus* D'ORBIGNY - ZITTEL: 165, Taf. 9, Fig. 9.
1924 *Pectunculus obsoletus* GEINITZ - SCHLOSSER: 86.
1926 *Pectunculus obsoletus* GEINITZ - NOTH: 476.

Material: 10 Exemplare in Schalenerhaltung, davon 4 doppelklappig.

Maße:	H	L	B
1990 VI 194	24	26,3	6,2
1990 VI 195	22,9	25,6	6,7
1990 VI 832	15	16,2	4,5

Beschreibung: Kleine bis mittelgroße, suborbiculare bis subtrigonale, flach gewölbte bis mäßig konvexe Klappen, die eine relativ große Variationsbreite zeigen. Hierbei ist die Länge der überwiegend aequilateralen Klappen meist etwas größer als deren Höhe. Die Kardinalarea ist sehr schmal und flach, so daß sie bei doppelklappigen Exemplaren von außen nicht zu erkennen ist. Der kleine Wirbel bildet am Dorsalrand ein Dreieck. Die Zahl der Zähne ist sehr variabel, im Bereich der Kardinalarea fehlt z.T. die Bezahnung. Die Skulptur besteht aus sehr feinen Radiärfurchen, die sich mit den Anwachsstreifen kreuzen und somit ein feines Netzwerk bilden. Breite Radiärrippen sind im Wirbelbereich deutlicher entwickelt.

Diskussion: *Glycymeris obsoletus* unterscheidet sich von der sehr ähnlichen *G. geinitzi* (D'ORBIGNY, 1844) nur durch den stärker abgerundeten Dorsalrand. Ob dies zur Aufrechterhaltung einer eigenen Art ausreichend ist, bleibt bei der für *G. obsoletus* beschriebenen Variabilität zweifelhaft. Zur eventuellen Synonymie von *G. sublaevis* (SOWERBY, 1824) und *G. geinitzi* ist den Ausführungen in ANDERT (1934) nur hinzuzufügen, daß „*Pectunculus*" *obsoletus* nur in Extremformen, wie in GEINITZ (1872, Taf. 49, Fig. 7-11) abgebildet, einen schlanken spitzen Umriß zeigt, ansonsten aber kontinuierliche Übergänge zu *G. geinitzi/sublaevis* aufweisen kann.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Sachsen, Tschechien, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

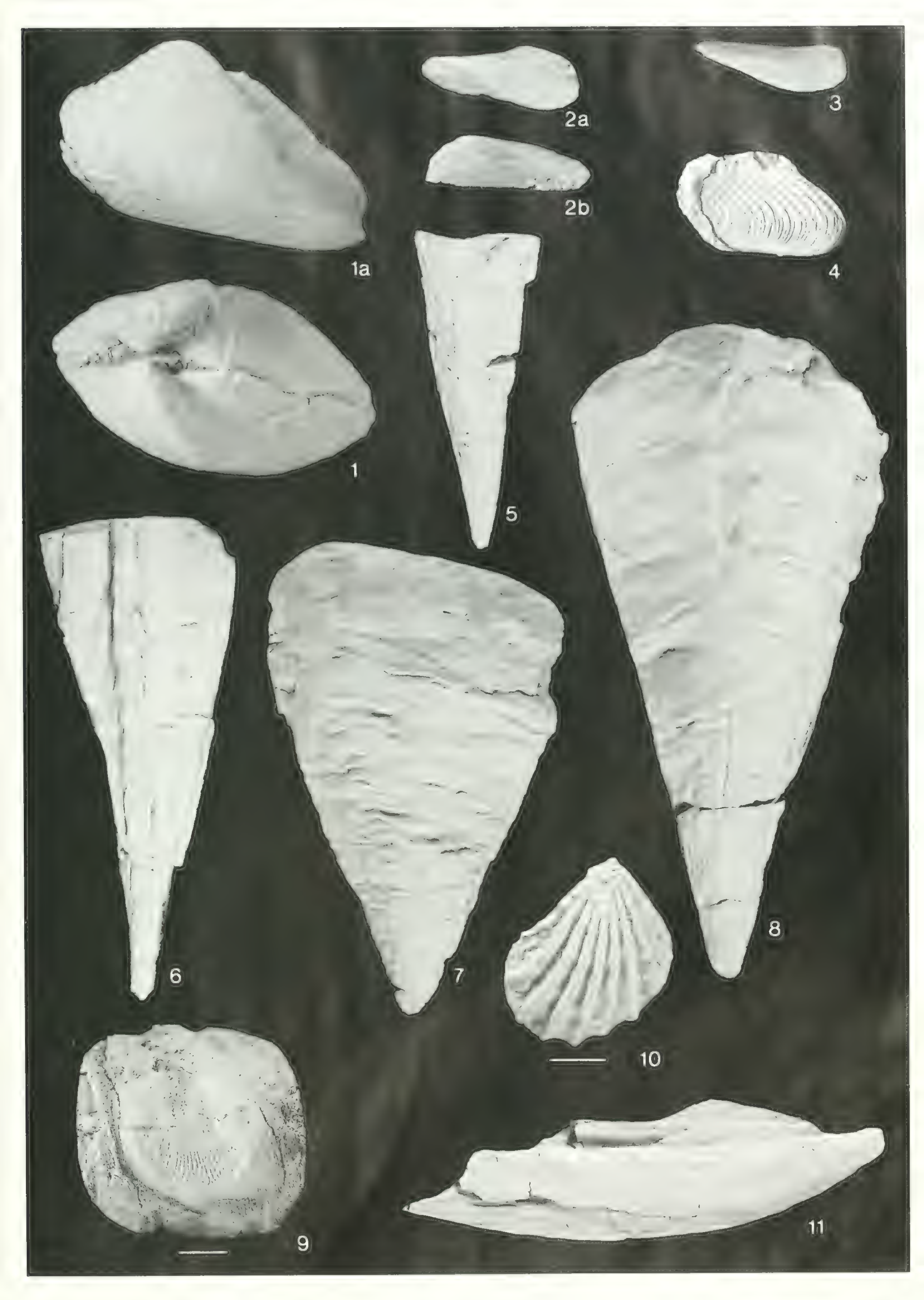
Gattung *Trigonarca* CONRAD, 1862

Trigonarca passyana (D'ORBIGNY, 1844)
Taf. 2, Fig. 1a, b

1844 *Arca Passyana* n. sp. - D'ORBIGNY: 241, Taf. 327, Fig. 1, 2.

Tafel 2

Fig. 1: *Trigonarca passyana* (D'ORBIGNY); a) linke Klappe, b) Dorsalansicht; BSP 1990 VI 596; x 1.
Fig. 2: *Modiolus* cf. *typicus* (FORBES); a) linke Klappe; b) Ventralansicht; BSP 1990 VI 640; x 1.
Fig. 3: *Modiolus* cf. *siliquus* (MATHÉRON); linke Klappe; BSP 1990 VI 658; x 1.
Fig. 4: *Inoperna flagellifera* (FORBES); linke Klappe; BSP 1990 VI 809; x 1.
Fig. 5: *Pinna* Typ 1: *Pinna cretacea* (SCHLOTHEIM) s. str.; linke Klappe; BSP 1990 VI 502; x 1.
Fig. 6: *Pinna* Typ 2: *Pinna* cf. *decussata* (GOLDFUSS) s. str.; rechte Klappe; BSP 1990 VI 121; x 1.
Fig. 7: *Pinna* Typ 3: *Pinna* sp.; linke Klappe; BSP 1990 VI 512; x 1.
Fig. 8: *Pinna* Typ 4: *Pinna* aff. *cottai* GEINITZ; rechte Klappe; BSP 1990 VI 542; x 1.
Fig. 9: *Atreta* aff. *nilssoni* (HAGENOW); rechte Klappe, BSP 1990 VI 629; x 3.
Fig. 10: *Plicatula inflata* SOWERBY; rechte Klappe; BSP 1990 VI 803; x 3.
Fig. 11: *Gervillia* cf. *solenoidea* DEFRANCE; rechte Klappe; BSP 1990 VI 551; x 1.


1a
2a
2b
3
4
1
5
6
7
8
9
10
11

Material: 1 doppelklappiges Schalenexemplar.

Maße:	H	L	B
1990 VI 596	34,9	66,9	18

Beschreibung: Große Klappen mit elongat dreieckigem Umriß, stark inaequilateral, wobei der Vorderteil stark verkürzt, der hintere Teil sehr stark gelängt ist. Die gerade Ventralseite verläuft fast parallel zum Schloßrand. Von dem kräftigen prosogyren Wirbel zieht eine deutliche Kante im spitzen Winkel zum Hinterende des Ventralrandes. Parallel dazu verläuft der fast gerade Hinterrand. Die Oberfläche der Klappe ist bis auf kräftige Anwachssäume skulpturlos und zeigt im Bereich des Wirbels die blaugraue Orginalfärbung.

Diskussion: WOODS (1899) wies bereits auf die Ähnlichkeit von *T. passyana* und *T. ligerensis* hin. Da D'ORBIGNY (1844) für beide Arten *Cucullaea carinata* PASSY als Holotyp angibt, ist von einer Synonymie der beiden Arten auszugehen. Zu „*Arca*" *Moutonia* D'ORBIGNY (1844: 234, Taf. 321) ist eine Synonymie ebenfalls wahrscheinlich, da die angegebene Differentialdiagnose nur auf minimalen Unterschieden in der Form beruht. Das Fehlen jeglicher radiärer Skulpturelemente ist typisch für die Gattung *Trigonarca*.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Turon; England, Frankreich, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies;

Ordnung Mytiloida FERRUSAC, 1822

Überfamilie Mytilacea RAFINESQUE, 1815

Familie Mytilidae RAFINESQUE, 1815

Gattung *Modiolus* LAMARCK, 1799

Modiolus cf. *typicus* (FORBES, 1846)
Taf. 2, Fig. 2a, b

1846 *Modiola typica* n. sp. - FORBES: 152, Taf. 14, Fig. 4.
1866 *Modiola typica* FORBES - ZITTEL: 78, Taf. 11, Fig. 5.
1924 *Modiola typica* FORBES - SCHLOSSER: 86.
1987 *Modiolus typicus* (FORBES, 1846) - DHONDT: 57, Taf. 2, Fig. 4.

Material: 2 Exemplare.

Maße:	H	L	B
1990 VI 640	12,5	35,5	10

Beschreibung: Mittelgroße Klappe mit typisch *Modiolus*-artiger Wuchsform. Stark inaequilaterale, elongate Klappe mit kräftigem, im Vorderteil steil abfallendem Wulst. Ausführliche Beschreibung siehe bei ZITTEL (1866) und ANDERT (1934).

Diskussion: Das vorliegende Material stimmt gut mit den in ZITTEL (1866), ANDERT (1934) und DHONDT (1987) abgebildeten Exemplaren dieser Art überein. Jedoch ist die Gesamtgröße viel geringer, und der für die Gattung *Modiolus* typische über den Rücken verlaufende Wulst erscheint steiler. Die in der Erstbeschreibung erwähnte feine radiäre Berippung ist, wie schon DHONDT (1987) bemerkte, nur bei sehr gut erhaltenen Exemplaren zu erkennen.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Campan; weit verbreitet im Tethysraum, Nördliche Kalkalpen, Sachsen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: semiinfaunal bis überwiegend epibyssat festgeheftet, Suspensionsfiltrierer.

Modiolus cf. *siliquus* (MATHÉRON, 1843)
Taf. 2, Fig. 3

cf. 1843 *Modiola siliqua* n. sp. - MATHÉRON: 178, Taf. 28, Fig. 5, 6.
? 1866 *Modiola siliqua* MATHÉRON - ZITTEL: 81, Taf. 11, Fig. 3.
? 1987 *Modiolus* cf. *siliquus* (MATHÉRON, 1843) - DHONDT: 58, Taf. 1, Fig. 8, 9.

Material: 2 Steinkerne, davon einer zweiklappig.

Maße:	H (max)	L	B
1990 VI 658	9,2	33	4,7

Beschreibung: Elongate bis spitzelliptische, inaequilaterale, hochgewölbte Klappen. Der Wulst verläuft parallel zum Ventralrand und fällt zu diesem steil ab. Zur Dorsalseite ist der Abfall vor allem am stark gerundeten Hinterrand mäßig flach.

Diskussion: Oben beschriebene Form zeigt eine große Ähnlichkeit mit der von DHONDT (1987: 58) beschriebenen *M.* cf. *siliquus*. Während das eine Exemplar (Nr. 658) vermutlich seitlich gestaucht ist, scheint der doppelklappige Steinkern in der Breite zusammengedrückt.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Santon; Frankreich, Nördliche Kalkalpen (Gosau).

Vorkommen: Mergelfazies.

Tafel 3

Fig. 1: ? *Isognomon* sp.; linke Klappe; BSP 1990 VI 825; x 1.
Fig. 2: *Aguileria* sp.; rechte Klappe; BSP 1990 VI 669; x1.
Fig. 3: *Gervillaria alaeformis* (SOWERBY); a) linke Klappe; b) Dorsalansicht; BSP 1990 VI 505; x 0,5.
Fig. 4: *Aguileria* cf. *accuminata* (ZITTEL); rechte Klappe; BSP 1990 VI 631; x 1.
Fig. 5: *Pseudoptera glabra* (REUSS); linke Klappe; BSP 1990 VI 801; x 2.
Fig. 6: *Pteria* cf. *rostrata* (SOWERBY); rechte Klappe; BSP 1990 VI 371; x 1.


1
2
3a
3b
4
5
6

Gattung *Inoperna* CONRAD in KERR, 1875

Inoperna flagellifera (FORBES, 1846)
Taf. 2, Fig. 4

1846 *Mytilus (Modiolus) flagelliferus* n. sp. - FORBES: 152, Taf. 16, Fig. 9.
1866 *Modiola flagellifera* FORBES - ZITTEL: 82, Taf. 12, Fig. 2.
1987 *Inoperna flagellifera* (FORBES, 1846) - DHONDT: 55, Taf. 1, Fig. 11-13.

Material: 1 Bruchstück eines Steinkerns (1990 VI 809).

Beschreibung: Das nur 25 mm lange Bruchstück läßt noch den stark verlängerten Umriß mit fast parallelem Dorsal- und Ventralrand erkennen. Die Klappe steigt vom Dorsalrand flach an und fällt hinter einer stumpfen Kante steil zum Ventralrand ab. Die typische Skulptur besteht aus kräftigen, wulstartigen Rippen, die vom Dorsalrand schräg nach hinten ziehen und noch vor der höchsten Schalenwölbung in drei Rippen aufspalten. Diese ziehen subparallel vom Ventralrand zum Wirbel vor.

Diskussion: Die arttypische Skulptur ermöglicht eine eindeutige Zuordnung des Bruchstückes.

Stratigraphie und Verbreitung: (? Alb) Cenoman - Santon (? Campan); Nördliche Kalkalpen, Tethysbereich und warme gemäßigte Breiten.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Überfamilie Pinnacea LEACH, 1819
Familie Pinnidae LEACH, 1819
Gattung *Pinna* LINNE, 1758

Vorbemerkung: Von der Gattung *Pinna* sind mehrere Arten mit Radialrippen aus dem Oberjura und der Kreide beschrieben. Während für einige die Synonymie sicher ist (*P. quadrangularis, P. compressa, P. fenestrata = P. cretacea*), ist die Synonymie von *P. decussata* und *P. cretacea* seit langem nur vermutet (WOODS 1906, SCUPIN 1912/13, ANDERT 1934, DHONDT 1987), jedoch noch nicht durch eine Revision nachgewiesen. Als dritte, vermutlich synonyme, sicher zum gleichen Formenkreis gehörende Art, ist *P. robinaldina* D'ORBIGNY, 1844 zu betrachten. Die Differentialdiagnosen für diese Arten widersprechen sich meist stark, oder beruhen auf variablen Merkmalen. Das zu bearbeitende Material wurde daher Morphotypen zugeordnet, die eventuell Extremformen derselben Art darstellen. Auf die Angabe von Synonymielisten wurde verzichtet.

Die oft für die Diagnose verwendete Form des Querschnittes wurde wegen der meist starken Verdrückung nur untergeordnet berücksichtigt. Ein weiteres Problem stellt die oben/unten Orientierung der Pinniden dar. Bei einigen Exemplaren findet sich im vorderen Drittel der Klappe eine elliptische schmale Vertiefung, z. T. mit leistenartigen Schalenresten. Diese wurde von den älteren Autoren (GEINITZ 1871-75, WOODS 1899-1913, MOORE 1969) als Byssusöffnung der Ventralseite gedeutet. Dagegen schlug KELLY (1984: 36) eine entgegengesetzte Orientierung, mit den Radialrippen auf der Dorsalseite vor. Da bei Rezentmaterial die Byssusöffnung z.T. deutlicher als die Ligamentleiste ausgeprägt ist, wurde hier die herkömmliche Art der Orientierung beibehalten. Muskeleindrücke, die dieses Problem eindeutig lösen könnten, sind nicht zu erkennen.

Die Längenangabe L (s. Abb. 4) bezieht sich auf den bei Steinkernen erhaltenen Teil mit Perlmuttschicht, der bei rezentem Material nur 50-75 % der tatsächlichen Klappenlänge beträgt.

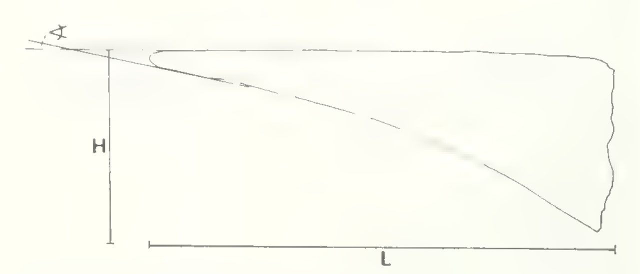


Abb. 4: Orientierung und Maßschema der Pinniden. H = Höhe, L = Länge, > = Wirbel-Öffnungswinkel

Typ 1: *Pinna cretacea* (SCHLOTHEIM, 1813) s. str.
Taf. 2, Fig. 5

1813 *Pinnites cretaceus* n. sp. - SCHLOTHEIM: 113

Material: 1 Steinkern.

Maße:	H	L	<
1990 VI 502	33,7	95	20°

Beschreibung: Sehr schlanke pyramidenförmige Klappen mit extrem endständigem Wirbel. Die einzelnen Klappen werden durch eine kräftige Rückenfurche in einen schmaleren Dorsal- und einen breiteren Ventralteil unterteilt. Ventral- sowie Dorsalrand sind gerade. Der Dorsalteil wird in der gesamten Länge von 8 kräftigen Radialrippen überzogen. Auf dem Ventralteil sind weitere 4-5 Radialrippen zu erkennen.

Diskussion: Eventuell Juvenilform zu Typ 2.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Maastricht; Kosmopolit.

Typ 2: *Pinna* cf. *decussata* (GOLDFUSS, 1837) s. str.
Taf. 2, Fig. 6

cf. 1837 *Pinna decussata* n. sp. - GOLDFUSS: 166, Taf. 128, Fig. 1, 2.

Material: 5 Steinkerne, z.T. mit Schalenresten.

Maße:	H	L	<
1990 VI 619	32,3	89	22°
1990 VI 756	46,0	101	26°
1990 VI 657	56,7	154	25°
1990 VI 121	45,0	105,4	27°

Beschreibung: Der Umriß dieser Formen ist etwas breiter als der des Typ 1 und weist einen leicht konkaven

Ventralrand auf. Die Ventralseite zeigt nur 3-4 Radialrippen, während der übrige Teil von unregelmäßigen Anwachswülsten überzogen ist. Diese beginnen im spitzen Winkel zum Ventralrand um dann fast rechtwinklig zum Dorsalrand hinzubiegen. Im dorsalen Teil der Klappe erzeugen sie in Wechselwirkung mit den Radialrippen ein gitterartiges Muster (= *Pinna fenestrata* ROEMER, 1841).

Typ 3: *Pinna* sp.
Taf. 2, Fig. 7

non 1837 *Pinna decussata* n. sp. - GOLDFUSS: 166, Taf. 128, Fig. 1, 2.
1873 *Pinna decussata* GOLDFUSS - GEINITZ: 211, Taf. 47, Fig. 4.

Material: 15 z.T. unvollständige Steinkerne.

Maße:	H	L	<
1990 VI 512	126	68,5	31°

Beschreibung: Je nach Verdrückung breitere bis schlanke dreieckige, keilförmige Klappen mit spitzelliptischem bis quadratischem Querschnitt. Die radialen Rippen sind auf den Wirbel-nahen Bereich beschränkt. Die übrige Schale ist bis auf die kräftigen, typisch gebogenen Anwachswülste skulpturlos. Die deutliche Byssusöffnung erstreckt sich meist über das ganze vordere Drittel der Ventralseite.

Diskussion: Morphologisch idente Formen sind seit dem Oberjura mit *P. suprajurensis* und *P. quadrata* bekannt. Unterkreideformen wurden meist als *P. robinaldina* bezeichnet, während GEINITZ (1873: Taf. 45, Fig. 4) gleiche Formen aus der unteren Mittelkreide als *P. decussata* abbildete. *P. decussata* (GOLDFUSS, 1837) s. str. zeigt jedoch immer auch kräftige Radialrippen im Ventralbereich.

Typ 4: *Pinna* aff. *cottai* GEINITZ, 1840
Taf. 2, Fig. 8

aff. 1840 *Pinna Cottai* n. sp. - GEINITZ: 55, Taf. 11, Fig. 1.

Material: 4 Steinkerne.

Maße:	H	L	<
1990 VI 542	64	10,2	48°

Beschreibung: Bis auf die unregelmäßigen Anwachswülste skulpturlose, breite Klappen, die in der Form einem Faustkeil gleichen. Der Hinterrand ist auf der Ventralseite weiter ausgezogen.

Diskussion: Die gedrungene Form ohne Radialrippen gleicht fast der von GEINITZ aufgestellten *P. cottai*. Jedoch soll diese Art viel stärker gewölbte Klappen aufweisen. Drei Exemplare zeigen eine Überprägung mit Querrunzeln, wie sie von BRAMER & KEMPER (1966) als Folge von Sedimentsetzungen bei in Lebendstellung begrabenen Pinniden beschrieben wurde.

Stratigraphie und Verbreitung: Oben als Typ 1-4 beschriebene Formen finden sich ab der Unterkreide kosmopolitisch.

Vorkommen: Bis auf zwei Exemplar wurden alle anderen Exemplare in der Sandsteinfazies gefunden. Hierbei oft als dominante Art zusammen mit *Gervillia* cf. *solenoidea*.

Die oben beschriebene Querrunzelung infolge von Sedimentsackung findet sich an insgesamt 9 Exemplaren. Die Vermutung, daß es sich hierbei um in Lebendstellung begrabene Individuen handelt, wird durch folgende Beobachtung bestärkt: Individuen mit sekundären Querrunzeln haben - wenn vorhanden - einen Serpelbewuchs im Schaleninneren nur am Hinterende, das auch in Lebendstellung aus dem Sediment ragt. Exemplare ohne sekundäre Querrunzeln haben z.T. Serpeln bis zum wirbelnahen Abschnitt. Dies kann nur durch ein völliges Freispülen der Klappen vor der endgültigen Einbettung erklärt werden.

Lebensweise: semiinfaunal.

Ordnung Pterioida NEWELL, 1965

Überfamilie Dimyacea FISCHER, 1886

Familie Dimyidae FISCHER, 1886

Gattung *Atreta* ETALLON, 1862

Atreta aff. *nilssoni* (HAGENOW, 1842)
Taf. 2, Fig. 9

aff. 1842 *Ostrea Nilssoni* n. sp. - HAGENOW: 546 (fide WOLFF 1968).
aff. 1968 *Atreta nilssoni* (HAGENOW) - WOLFF: 314.

Material: 5 RK, 1 doppelklappiges Exemplar.

Maße:	H	L
1990 VI 629	10,5	10,5
1990 VI 832	8,8	9
1990 VI 622	5,9	6,8

Beschreibung: Kleine suborbiculare, stark ungleichklappige Schalen mit annähernd geradem Dorsalrand. Die meist großflächig auf anderen Molluskenschalen aufgewachsene flache rechte Klappe zeigt auf der Innenseite zum Rand hin eine wallartige Erhöhung, die nach außen sehr dünn ausläuft. Die feine, z. T. leicht geschlängelte Radialberippung der Schaleninnenseite endet auf dem Rücken dieser Erhebung, so daß diese skulpturlos erscheint. Die linke Klappe ist deutlich konvex, zeigt einen kräftigen Wirbel und ist skulpturlos mit perlmuttartigem Glanz.

Diskussion: Die häufig zitierte *A. nilssoni* hat im Unterschied zum vorliegenden Material auch eine flache linke Klappe. Ob es sich daher hier um eine andere Art handelt, kann jedoch anhand nur einer linken Klappe nicht entschieden werden. Zur Synonymie der Gattungen *Atreta* und *Dimyodon* siehe FURSICH & WERNER (1989).

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Nördliche Kalkalpen, Europa, N-Amerika.

Vorkommen: Alle Exemplare aus der Sandsteinfazies.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer, die auf Molluskenschalen festgewachsen sind.

Überfamilie Plicatulacea WATSON, 1930

Familie Plicatulidae WATSON, 1930

Gattung *Plicatula* LAMARCK, 1801

Plicatula inflata SOWERBY, 1823
Taf. 2, Fig. 10

1823 *Plicatula inflata* n. sp. - SOWERBY: 6, Taf. 409, Fig. 2.
1897 *Plicatula inflata* SOWERBY - SOHLE: 37, Taf. 4, Fig. 1.
1897 *Plicatula pectinoides* SOWERBY - SOHLE: 37, Taf. 4, Fig. 2.
1924 *Plicatula inflata* SOWERBY - SCHLOSSER: 87.

Material: 6 Schalenexemplare.

Maße:	H	L	Anzahl der Rippen + Intercalarrippen
1990 VI 592	13,0	10,2	7
1990 VI 803	13,3	12,8	7 + 2
1990 VI 831	11,7	10,2	7 + 2
1990 VI 830	10,8	10,2	8 + 2
1990 VI 705	17,5	13,4	8

Beschreibung: Kleine, flache Klappen mit tropfenförmigem bis schiefovalem Umriß sowie 7-8 kräftigen radialen Rippen, die oft noch Reste tubiformer Stacheln zeigen. Die rechte Klappe ist leicht konvex, die linke konkav. Im Bereich des Wirbels befindet sich die glatte Anwachsstelle, wobei die Juvenilstadien der Klappen tropfenförmig sind. Bei adulten Exemplaren finden sich oft treppenartige Absätze auf der Schale, die durch Wachstumsunterbrechungen hervorgerufen wurden. Zwischen den Rippen ist eine feine konzentrische Lamellierung zu erkennen.

Diskussion: Auf die Synonymie von *P. pectinoides* (SOWERBY) in SOHLE (1897) und *P. inflata* hat bereits SCHLOSSER (1924) hingewiesen.

Stratigraphie und Verbreitung: ? Neokom - Oberkreide; England, Frankreich, Nördliche Kalkalpen, Tschechien.

Vorkommen: Mergelfazies; es wurden ausschließlich kleinwüchsige Individuen gefunden.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer.

Überfamilie Pteriacea GRAY, 1847

Familie Bakevelliidae KING, 1850

MUSTER (1995) hat eine ausführliche Revision insbesondere der jurassischen Bakevelliiden vorgelegt. Diese konnte in vorliegender Arbeit jedoch nicht mehr berücksichtigt werden. Soweit die hier gestellten Artdiagnosen mit den Ergebnissen der Revision nicht übereinstimmen, wurde jedoch ein entsprechender Hinweis aufgenommen.

Gattung: *Gervillia* DEFRANCE, 1820

Gervillia cf. *solenoidea* DEFRANCE, 1820
Taf. 2, Fig. 11

cf. 1820 *Gervillia solenoidea* n. sp. - DEFRANCE: 503.
cf. 1864 *Gervillia solenoides* DEFRANCE - ZITTEL: 91, Taf. 13, Fig. 2.
cf. 1897 *Gervillia solenoides* DEFRANCE - SOHLE: 39, Taf. 4, Fig. 5.
1924 *Gervilleia solenoides* DEFRANCE - SCHLOSSER: 86.
cf. 1987 *Gervillia solenoidea* DEFRANCE, 1820 - DHONDT: 59, Taf. 3, Fig. 6, 7.

Material: 4 Exemplare, z.T. zweiklappig in Schalenerhaltung, mehrere Bruchstücke.

Maße:	H	L	L (Flügel)
1990 VI 122	20,9	(152)	39
1990 VI 551	18	(100)	37

Beschreibung: Große schmale, nach hinten stark verlängerte, mäßig gewölbte bis flache Klappen mit nahezu parallel verlaufenden Rändern. Das hintere Ohr bildet ein ungleichschenkliges Dreieck, ein vorderes Ohr ist nicht ausgebildet. Die Schale ist bis auf schwache Anwachssäume skulpturlos.

Diskussion: Formen mit dem beschriebenen stark elongatem Umriß wurden in der Literatur meist ohne nähere Beschreibung oder Differentialdiagnose zu *G. solenoidea* gestellt. ANDERT (1934) unternahm den Versuch einer Unterteilung in mehrere Unterarten, die jedoch DHONDT (1987)

Tafel 4

Fig. 1: ? *Pteria* sp.; linke Klappe; BSP 1990 VI; x 1.
Fig. 2: ? *Gervillaria neptuni* (GOLDFUSS); linke Klappe; BSP1990 VI 403; x 1.
Fig. 3: ? *Gervillaria neptuni* (GOLDFUSS); rechte Klappe; BSP 1990 VI 175; x 1.
Fig. 4: *Inoceramus* cf. *conicus* GUERANGER; linke? Klappe; BSP 1990 VI 595; x 1.
Fig. 5. *Inoceramus pictus concentricoundulatus* TROGER; linke Klappe; BSP 1990 VI 547; x1.
Fig. 6: *Inoceramus* cf. *pictus* Typ 1; a) linke Klappe, b) Vorderseite; BSP 1990 VI 173; x 1.
Fig. 7: *Inoceramus* cf. *pictus* Typ 2; linke Klappe; BSP 1990 VI 520; x 1.
Fig. 8: *Inoceramus* cf. *flavus* SORNAY; linke Klappe; BSP 1990 VI 665; x 1.
Fig. 9: *Inoceramus* cf. *nodai* MATSUMOTO & TANAKA ; rechte Klappe; BSP 1990 VI 591; x 1.
Fig. 10: *Inoceramus* sp.; a) linke Klappe, b) Vorderansicht; BSP 1990 VI 491; x 1.


1
2
3
4
5
6a
6b
7
8
9
10a
10b

und MUSTER (1995) teilweise als synonym betrachteten. MUSTER (1995) stellte eine erweiterte Artdiagnose auf. Von dieser Beschreibung unterscheidet sich das vorliegende Material durch den deutlich größeren, bei manchen Exemplaren langen und schlanken hinteren Flügel. Das für eine genauere Diagnose erforderliche Schloß und Ligamentleisten konnten jedoch bei den hier untersuchten Stücken nicht freipräpariert werden.

Eine ausführliche Diskussion und Synonymie für *G. solenoidea* wird in ANDERT (1934) und MUSTER (1995) gegeben.

Stratigraphie und Verbreitung: Apt - Maastricht; in der Kreide weit verbreitet im Tethysraum und warmen gemäßigten Breiten.

Vorkommen: Sowohl Mergel- wie auch Sandsteinfazies; in letzterer z.T. als Schillanhäufung.

Gattung *Gervillaria* COX, 1951

? *Gervillaria neptuni* (GOLDFUSS, 1837)
Taf. 4, Fig. 2, 3

1837 *Cardium neptunis* n. sp. - GOLDFUSS: 221, Taf. 144, Fig. 9.
v 1924 *Pinna quadrangularis* GOLDFUSS - SCHLOSSER: 86.
1987 *Gervillaria neptuni* (GOLDFUSS, 1837) - DHONDT: 61, Taf. 2, Fig. 5, 6.

Material: 8 Steinkerne, z.T. mit Schalenresten.

Maße:	H	L
1990 VI 403	42	83
1990 VI 176	35	44

Beschreibung: Die meist nur als verdrückte Steinkerne erhaltenen Klappen sind durch ihre zwar typische aber recht komplizierte Form und Skulptur gekennzeichnet. Der Umriß ist annähernd triangular bis elongat triangular. Die Schale ist asymmetrisch gewölbt, wobei der Abfall nach vorne steiler als nach hinten ist. Arttypisch ist die zweigeteilte Skulptur. Die hintere Schalenhälfte ist glatt, während der Vorderteil von zwei Systemen sich kreuzender Fältelungen überzogen ist. Die eine zieht vom Wirbel radial bis leicht diagonal nach hinten, während die zweite parallel zum Vorderrand verläuft. Unter dem Wirbel ist nur die randparallele Fältelung ausgeprägt.

Diskussion: Diese laut DHONDT (1987) eher seltene Art wurde im Laufe der Zeit schon mehreren Gattungen zugeordnet (*Pinna, Avicula, Cardium, Mytilus*). Das vorliegende Material kann zu dieser Frage nicht viel beitragen, da das Schloß nicht erhalten ist. MUSTER (1995) hat diese Art in ihrer Revision der Bakevelliiden nicht mit aufgenommen.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Campan; Zentraleuropa, Frankreich, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Überwiegend Mergelfazies.

Gervillaria alaeformis (SOWERBY, 1819)
Taf. 3, Fig. 3a, b

1819 *Modiola? alaeformis* n. sp. - SOWERBY: 93, Taf. 251.

Material: 6 zweiklappige Schalenexemplare, davon 2 vollständig.

Maße:	H	L
1990 VI 758	125,7	68,7
1990 VI 505	>160	109
1990 VI 692	72	41

Beschreibung: Große bis riesenwüchsige Muschel mit rhomboidalem Umriß und sehr dicker Schale (bis 32 mm). Die LK ist stark gewölbt, während die RK flacher ist und einen großen, stark eingerollten, prosogyren Wirbel hat. Unter diesem liegt eine stark klaffende Ligamentleiste mit vier größeren und einer kleineren Ligamentgrube. Schräg zum Wirbel stehen zahlreiche Zähne. Die Oberfläche ist von einer Vielzahl lamellärer Anwachsstreifen überzogen.

Diskussion: Im Gegensatz zu *G. alaeformis* ist die sehr ähnliche *G. renauxiana* MATHERON fast gleichklappig und hat zwei gleichgroße Wirbel. ABBAS (1962a) stellte für Formen ohne Radialrippen die neue Art *G. magharensis* auf. Die Berippung von *G. alaeformis* ist aber bisher nur an Juvenilexemplaren nachgewiesen, so daß eine Synonymie von *G. alaeformis* und *G. magharensis* wahrscheinlich ist. Ausführliche Diskussion und Synonymie siehe MUSTER (1995).

Stratigraphie und Verbreitung: Rhät? - Cenoman; England, Nördliche Kalkalpen, Nordafrika.

Vorkommen: Sandsteinfazies. Die großen Exemplare sind von mehreren Bohrorganismen, u. a. Bohrmuscheln, angebohrt.

Lebensweise: Liegeform.

Gattung *Aguileria* WHITE, 1887

Aguileria sp.
Taf. 3, Fig. 2

Material: 4 doppelklappige Exemplare in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L	L (Ligamentleiste)
1990 VI 633	59,2	40,0	34
1990 VI 670	75,5	42,0	37,6
1990 VI 743	71,1	36,4	(29)
1990 VI 669	65,0	40,6	(37)

Beschreibung: Der Umriß dieser sehr flachen, dünnschaligen, monomyaren, großen Schale variiert stark. Meist ist er zungenförmig bis gekrümmt zungenförmig, wobei das Ende sowohl spitz als auch abgerundet sein kann, und einen weitausladenden Hinterflügel hat. Unterhalb des terminal am Vorderrand gelegenen Wirbels liegt ein schwach bis deutlich ausgeprägter Sinus. Die Ligamentleiste ist gerade und trägt ca. 5 Ligamentgruben. Die Skulptur besteht aus deutlichen randparallelen Anwachslinien, die am

Rücken zu flachen wulstartigen Rippen zusammentreten können. Ein Exemplar (1990 VI 633) läßt noch eine schwache radiäre Berippung erkennen, die mit den Anwachslinien ein gitterartiges Muster bildet.

Diskussion: Arten des obigen Typus wurden bis zur Mitte unseres Jahrhunderts zur Gattung *Perna* BRUGIÈRE, 1792 gestellt. Dieser Name wurde aber bereits 1788 von RETZIUS für eine Gattung der Mytilidae vergeben. Die meisten der früher der Gattung *Perna* zugewiesenen Arten können der Gattung *Isognomon* zugeordnet werden. DHONDT (1987) stellte hingegen die Art „*Perna*" *falcata* zu den Bakevelliidae.

Das hier beschriebene Material unterscheidet sich von *Aguileria falcata* (ZITTEL) durch den längeren Hinterflügel. Die meist zitierte „*P.*" *cretacea* (REUSS, 1846) unterscheidet sich deutlich durch die größere Anzahl der Ligamentgruben.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: ?epibyssat.

Aguileria cf. *accuminata* (ZITTEL, 1866)
Taf. 3, Fig. 4

cf. 1866 *Perna accuminata* n. sp. - ZITTEL: 92, Taf. 13, Fig. 2.

Material: 1 Exemplar z.T. in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L	L (Ligamentleiste)
1990 VI 631	35,5	16,9	17

Beschreibung: Mittelgroßes Exemplar mit ähnlichem Umriß wie ?*A.* sp., jedoch mit starker Reduktion der Ligamentgruben. Der spitze Wirbel ist terminal am Vorderende der Ligamentleiste gelegen. Unterhalb von diesem befindet sich der flache Sinus der Byssusöffnung.

Diskussion: Größe und Form stimmen sehr gut mit *P. accuminata* ZITTEL, 1866 überein. Da jedoch der Hinterrand unvollständig ist, kann nicht ausgeschlossen werden, daß es sich eventuell nur um eine Juvenilform einer anderen Art der Gattung *Aguileria* handelt.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Santon, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Gattung *Pseudoptera* MEEK, 1843

Pseudoptera glabra (REUSS, 1846)
Taf. 3, Fig. 5

1846 *Avicula glabra* n. sp. - REUSS: 22, Taf. 32, Fig. 4, 5.

Material: 2 LK, Steinkerne mit Schalenresten.

Maße:	H	L
1990 VI 801	18	9,1

Beschreibung: Kleine, soweit erkennbar skulpturlose, stark inaequilaterale Klappen mit annähernd dreieckigem Umriß. Von dem kleinen spitzen Wirbel zieht eine scharfe Kante schräg zum Ventralrand und trennt den steil abfallenden Vorderteil mit seinem schmalen stumpfen Flügel von dem flach abfallenden hinteren Teil mit großem Flügel. Der Hinterrand bildet einen flachen Sinus zum Ventralrand. An dem geraden Schloßrand ist der Abdruck des langen, parallel zum Schloßrand verlaufenden Hinterzahnes zu erkennen.

Diskussion: Das vorliegende Material entspricht voll der Beschreibung dieser Art bei REUSS (1846). *P. anomala* (SOWERBY) besitzt im Gegensatz zu der hier beschriebenen Art Radialrippen.

Arten die früher alle zur Gattung *Avicula* gestellt wurden, werden heute den Gattungen *Pseudoptera* und *Pteria* zugeordnet. Es besteht jedoch auch eine äußere Ähnlichkeit mit *Bakevellia waltoni* (LYCETT) (siehe MUSTER 1995), so daß nicht ausgeschlossen werden kann, daß *P. glabra* (REUSS) zu diesem Formenkreis gestellt werden muß.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Nördliche Kalkalpen, Tschechien.

Vorkommen: Mergelfazies.

Familie Pteriidae GRAY, 1847

Gattung *Pteria* SCOPOLI, 1777

Pteria cf. *rostrata* (SOWERBY, 1836)
Taf. 3, Fig. 6

cf. 1836 *Perna rostrata* n. sp. - SOWERBY: 241, 342, Taf. 17, Fig. 17.

Material: 2 doppelklappige Exemplare, z.T. in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L
1990 VI 371	14	42,1
1990 VI 370	12	37,0

Beschreibung: Mäßig große, stark ungleichklappige Schalen mit relativ großem, deutlich abgesetztem Vorderflügel. Der Hinterflügel ist schmal und geht direkt in die Wölbung der Klappe über. Die ursprünglich viel stärker gewölbte LK ist durch die Kompaktion stark gelängt. Ihr Wirbel ist deutlich kräftiger als der der RK ausgebildet. Der Umriß ist länglich schiefelliptisch.

Diskussion: Das bearbeitete Material unterscheidet sich von *P. rostrata* nur durch die größeren Maße der Klappe. Auf die nahe Verwandschaft bzw. Synonymie mit *P. cenomanensis* (D'ORBIGNY, 1846) und *P. tenuicostata* (PICTET & CAMPICHE, 1841) hat bereits WOODS (1905) verwiesen. Dieser stellte die Art jedoch noch zur Gattung *Gervillia* und damit zu den Bakevelliidae. Der Bau der Ligamentleiste und das Fehlen von Lateralzähnen, wie auch bei dem hier beschriebenen Material ersichtlich, machen aber eine Zuordnung zu den Pteriidae wahrscheinlich.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Turon; England, Frankreich, Sachsen, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

? *Pteria* sp.
Taf. 4, Fig. 1

Material: 1 Steinkern einer LK.

Maße:	H	L
1990 VI 824	33,9	67,5

Beschreibung: Große, hochgewölbte Klappe mit deutlich abgesetztem Vorderflügel. Der lange Hinterflügel geht fließend in den übrigen Teil der Muschelklappe über.

Diskussion: Die Wuchsform und das Fehlen mehrerer deutlicher Ligamentgruben verweist auf die Familie Pteriidae. Eine genauere Zuordnung ist wegen des Erhaltungszustandes nicht möglich.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Familie Isognomonidae WOODRING, 1925

? *Isognomon* sp.
Taf. 3, Fig. 1

Material: 2 Steinkerne.

Maße:	H	L
1990 VI 826	68	55,5
1990 VI 825	54,3	82

Beschreibung: Große, stark inaequilaterale Klappen in Form eines breiten gedrungenen Krummdolchs. Die skulpturlosen Klappen sind nur wenig gewölbt. Hinweise auf die Ausbildung eines Vorderflügels fehlen. Der Hinterflügel ist kurz und mäßig schmal. Unter dem Dorsalrand befindet sich zentral eine schmale Ligamentleiste mit 4 erkennbaren Ligamentgruben.

Diskussion: Der Erhaltungszustand erlaubt keine genaue Zuordnung. Jedoch sprechen die Wuchsform, die Ausbildung der Ligamentgruben und das Fehlen von Lateralleisten für eine Zuordnung zu den Isognomonidae.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Je ein Exemplar aus der Mergel- und Sandsteinfazies.

Familie Inoceramidae GIEBEL, 1852

Gattung *Inoceramus* SOWERBY, 1814

Vorbemerkung: Inoceramen werden allgemein als gute Leitfossilien der Kreide angeführt. Jedoch besteht innerhalb ihrer Systematik und Artabgrenzung eine sehr große Unsicherheit. So wurde z.B. von HEINZ (1932) die Gattung *Inoceramus* in eine Vielzahl Untergattungen aufgegliedert. Aufgrund der großen Variabilität der einzelnen „Arten" wurde dieses Verfahren bald wieder aufgegeben. In jüngerer Zeit (TROGER 1967, KELLER 1982) wurde eine verstärkte Aufsplitterung in Unterarten durchgeführt.

Die hier vorliegenden Funde stammen überwiegend aus Mergeln, in denen nach Untersuchungen von TROGER (1967) die Deformation der Schalen bis zu 4/5 betragen kann. Da bis auf eine Ausnahme sämtliche Funde als Steinkerne vorliegen, war die sonst übliche Unterteilung der Skulpturelemente nicht immer durchführbar.

An dieser Stelle sei herzlich Prof. E. G. KAUFFMAN und P. HARRIES (Boulder, Colorado) für ihre wertvolle Hilfe beim Bestimmen der Inoceramen gedankt.

Inoceramus cf. *conicus* GUERANGER, 1867
Taf. 4, Fig. 4

cf. 1867 *Inoceramus conicus* n. sp. - GUERANGER: 20, Taf. 25, Fig. 6.

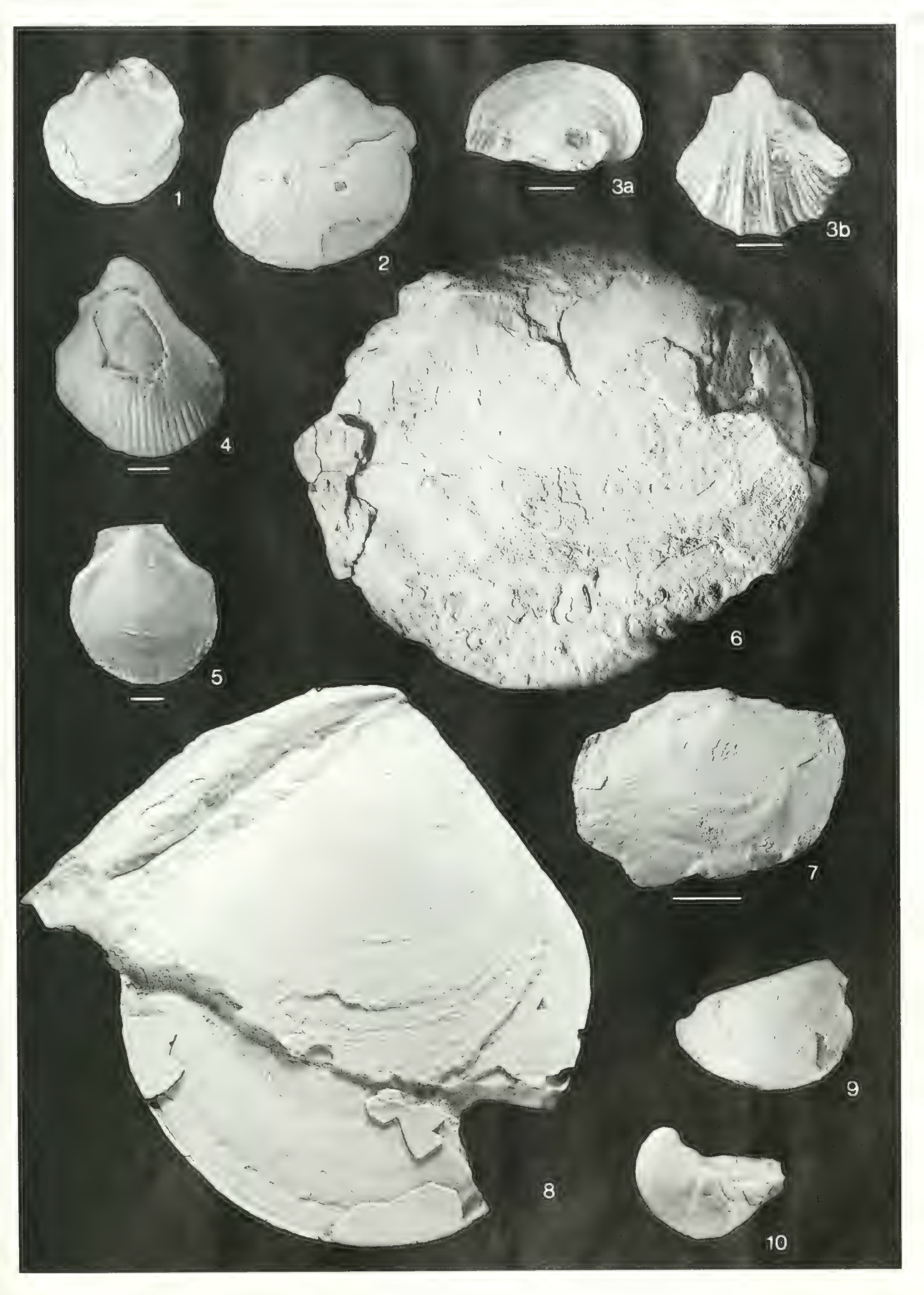
Material: 3 Steinkerne.

Maße:	H	L
1990 VI 594	63,0	36,2
1990 VI 595	64,5	36,0

Beschreibung: Große, mäßig konvexe Klappen mit schiefovalem Umriß. Der Wirbel ist leicht hakenförmig gekrümmt. Die Schale fällt vom mäßig gewölbten Rücken steil zum leicht konkaven Vorderrand ab. Der Abfall zum Ven-

Tafel 5

Fig. 1: *Entolium membranaceum* (NILSSON); BSP 1990 VI 812; x 1.
Fig. 2: *Entolium* (?n.) sp.; rechte Klappe; BSP 1990 VI 508; x 1.
Fig. 3: *Neithea* cf. *coquandi* (PERON); a) rechte Klappe, b) Vorderansicht; BSP 1990 VI 703; x 4.
Fig. 4: *Neithea aequicostata* (LAMARCK); rechte Klappe; BSP 1990 VI 816; x 4.
Fig. 5: ? *Syncyclonema* cf. *haggi* DHONDT; BSP 1990 VI 603; x 3.
Fig. 6: ? *Camptonectes* (*Boreionectes*) sp.; rechte? Klappe; BSP 1990 VI 834; x 0,8.
Fig. 7: *Anomia* cf. *papyracea* D'ORBIGNY; linke = obere Klappe; BSP 1990 VI 700; x 3.
Fig. 8: *Plagiostoma hoernesi* (ZITTEL); linke Klappe und Vorderansicht; BSP 1990 VI 185; x 1.
Fig. 9: *Plagiostoma* cf. *semiornata* (D'ORBIGNY); linke Klappe; BSP 1990 VI 816; x 1.
Fig. 10: *Pycnodonte vesiculare* (LAMARCK); linke Klappe; BSP 1990 VI 813; x 1.


1
2
3a
3b
4
5
6
7
8
9
10

tral- und Hinterrand, die beide kontinuierlich ineinander übergehen, ist mäßig flach. Der Hinterflügel ist schmal, aber deutlich zu erkennen. Die Skulptur, soweit noch erhalten, besteht ausschließlich aus unregelmäßgen, meist schwach ausgeprägten Undulationen.

Diskussion: Das Material ist in die Nähe von *I. conicus* zu stellen. Jedoch scheint der Abfall zum Vorderrand steiler als bei dieser Art und die Undulation stärker. Dies kann aber beides eine Folge der Deformation sein.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman, Zone des *Turrilites costatus*; Frankreich, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergel- und Sandsteinfazies.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer.

Inoceramus pictus concentricoundulatus TRÖGER, 1967
Taf. 4, Fig. 5

1967 *Inoceramus pictus concentricoundulatus* n. ssp. - TRÖGER: 46, Taf. 2, Fig. 1-2, Taf. 3, Fig. 7-8.

Material: 1 LK, Steinkern.

Maße:	H	L
1990 VI 547	-	(34)

Beschreibung: Mittelgroße, stark konvexe Klappe mit länglich triangularem Umriß. Der stark involute Wirbel ist sehr spitz und deutlich prosogyr. Zu dem konkaven Vorderrand fällt die Klappe steil ab, zum Hinterrand hingegen flacher. Die Skulptur, soweit noch erkennbar, wird von feinen, engstehenden konzentrischen Rippen gebildet. Zwischen diese können einige stärkere Wülste unregelmäßig eingeschaltet sein.

Diskussion: Das Material gehört sicher zur Gruppe *I. pictus*. Diese von SOWERBY (1829) aufgestellte Art wurde inzwischen in mehrere Unterarten untergliedert (KELLER 1982 , TRÖGER 1967). Soweit an dem vorliegenden Material erkennbar, ist aufgrund der feinen Berippung eine Zuordnung zu *I. p. concentricoundulatus* am wahrscheinlichsten, wobei jedoch dahingestellt sei, ob es sich um eine Unterart im taxonomischen Sinn handelt.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittleres Obercenoman; Kosmopolit.

Vorkommen: Mergel- und Sandsteinfazies.

Lebensweise: epifaunaler Suspensionsfiltrierer.

Inoceramus cf. *pictus* Typ 1
Taf. 4, Fig. 6a, b

Material: 2 doppelklappige Exemplare, z.T. in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L
1990 VI 173	57	61,5

Beschreibung: Große inaequilaterale Klappen mit subtriangularem Umriß. Der deutlich gekrümmte, spitz auslaufende, prosogyre Wirbel ist etwas nach vorne verschoben. Zum leicht konkaven Vorderrand fällt die Schale steil ab, während sie zum Hinterrand bzw. -flügel gleichmäßig ausläuft. Der Ventralrand bildet einen schwach konvexen Halbkreis. Die Skulptur besteht aus kräftigen weitständigen Anwachsringen und sehr feinen Anwachsstreifen. In der Wirbelregion treten zusätzlich dichtstehende konzentrische Rippen auf.

Diskussion: Die Wuchsform verweist auf den Formenkreis um *I. pictus*. Jedoch zeigt diese Gruppe meist eine dichtere Berippung und die Höhe der Klappen überragt meist deutlich deren Länge, was hier nicht der Fall ist.

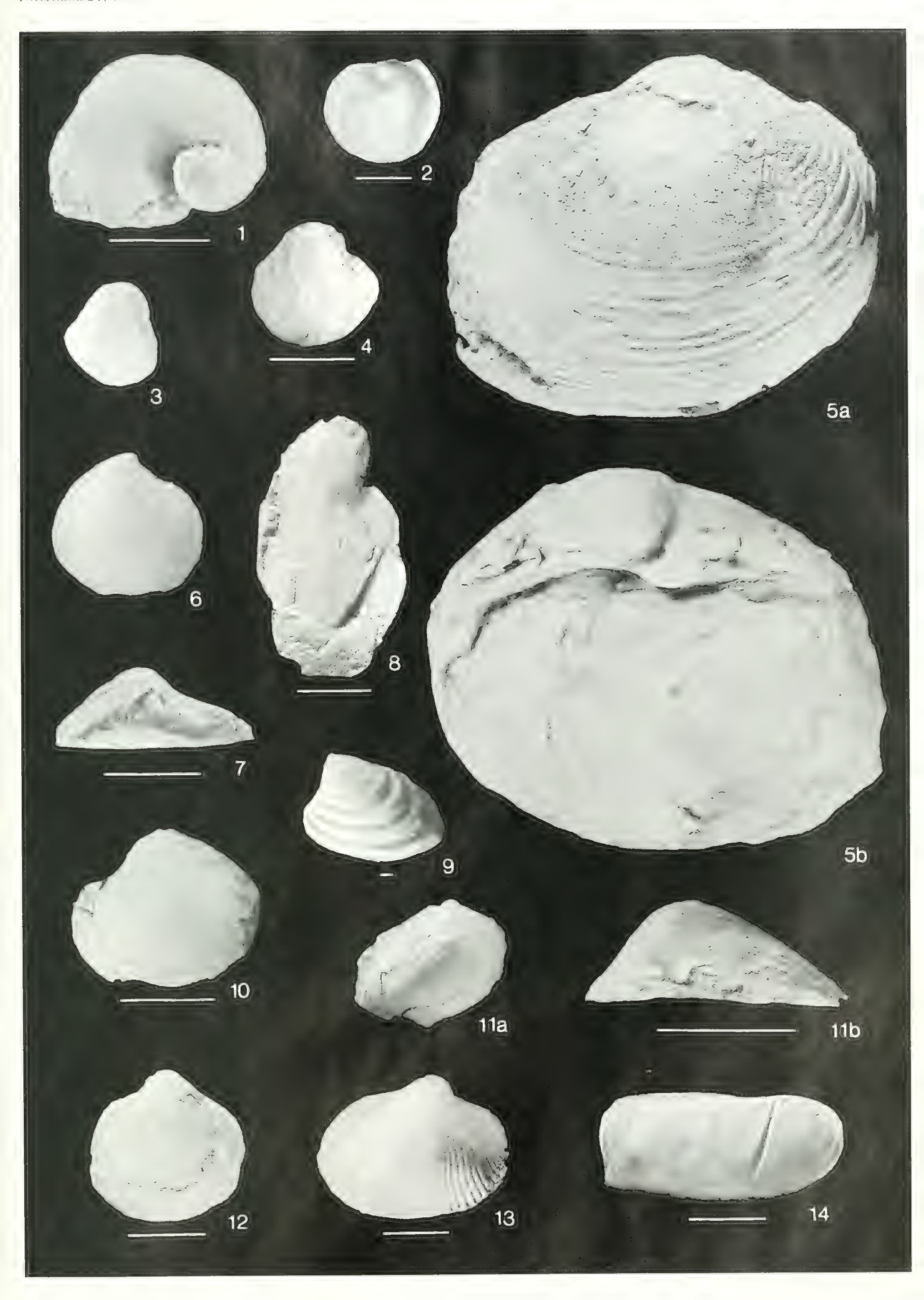
Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer.

Tafel 6

Fig. 1: *Rhynchostreon plicatulum* (LAMARCK); linke Klappe; BSP 1990 VI 818; x 2.
Fig. 2: *Rhynchostreon plicatulum* (LAMARCK); rechte Klappe; BSP 1990 VI 804; x 2.
Fig. 3: *Rhynchostreon plicatulum* (LAMARCK); linke Klappe; BSP 1990 VI 818; x 1.
Fig. 4: *Rhynchostreon plicatulum* (LAMARCK); linke Klappe, berippte Form; BSP 1990 VI 819, x 1,5.
Fig. 5: *Sphaera corrugata* SOWERBY; a) linke Klappe, b) Schloßansicht; BSP1990 VI 803; x 1.
Fig. 6: *Eriphyla striata* (SOWERBY); rechte Klappe; BSP 1990 VI 192; x 1.
Fig. 7: *Eriphyla striata* (SOWERBY); linke Klappe Schloß; BSP 1990 VI 800; x 2.
Fig. 8: „*Ostrea*“ *incurva* NILSSON; BSP 1990 VI 693; x 2.
Fig. 9: „*Astarte*“ *porrecta* REUSS; linke Klappe; BSP 1990 VI 399; x 10.
Fig. 10: ? *Granocardium* sp.; rechte Klappe; BSP 1990 VI 641; x 2.
Fig. 11: *Protocardia* sp. Typ 1; a) rechte Klappe, b) Dorsalansicht; BSP 1990 VI 539; a: x 1, b: x 2.
Fig. 12: *Protocardia hillana* (SOWERBY); linke Klappe; BSP 1990 VI 565; x 2.
Fig. 13: *Protocardia* sp. Typ 2; linke Klappe; BSP 1990 VI 549; x 3.
Fig. 14: *Leptosolen dupinianus* (D'ORBIGNY); rechte Klappe; BSP 1990 VI 802; x 3.



SMETTAN, K.: Bivalven, Gastropoden und Serpuliden aus den Branderfleckschichten

Inoceramus cf. *pictus* Typ 2
Taf. 4, Fig. 7

Material: 1 LK, Steinkern.

Maße:	H	L
1990 VI 520	30	20,2

Beschreibung: Mittelgroße konvexe Klappe mit schiefovalem Umriß. Der leicht prosogyre Wirbel ist schwach hakenförmig gekrümmt. Der steil abfallende Vorderrand ist leicht konkav, Hinter- und Ventralrand gehen kontinuierlich ineinander über. Die Skulptur besteht aus kräftigen Undulationen und im apikalen Teil der Klappe aus zusätzlichen dichtstehenden konzentrischen Rippen.

Diskussion: Die Form dieser Klappe ist *I. conicus* sehr ähnlich. Jedoch verweist die dichtstehende konzentrische Berippung auf die Gruppe um *I. pictus*.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer.

Inoceramus cf. *flavus* Sornay, 1965
Taf. 4, Fig. 8

cf. 1965 *Inoceramus flavus* n. sp. - Sornay: 4, Abb. 2, Taf. A, Fig. 1, 2.

Material: 1 LK, Steinkern.

Maße:	H	L
1990 VI 665	29	26

Beschreibung: Mäßig große, konvexe Klappe mit länglich trigonalem Umriß. Der Wirbel ist hakenförmig, leicht nach vorne gekrümmt und fällt steil zum schwach konkaven Vorderrand ab. Der etwas kürzere Hinterrand ist gerade und stößt im stumpfen Winkel auf den halbkreisförmigen Ventralrand. Von der Skulptur sind nur noch einige weitständige konzentrische Undulationen zu erkennen.

Diskussion: Laut freundlicher mündlicher Mitteilung von Herrn E. G. Kauffman ist das vorliegende Material aufgrund seiner Form, speziell des Wirbels, zur Gruppe des *I. flavus* zu stellen. Diese Art wurde erstmals von Sornay aus Madagaskar beschrieben und gehört in die Nähe von *I. pictus* Sowerby und *I. tenuis* Mantell.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Madagaskar, Euramerika, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer.

Inoceramus cf. *nodai* Matsumoto & Tanaka, 1988
Taf. 4, Fig. 9

1988 *Inoceramus nodai* n. sp. - Matsumoto & Tanaka: 571, Fig. 1-3, 5-18 (fide Noda 1988).

Material: 1 RK, Steinkern mit Schalenresten.

Maße:	H	L
1990 VI 591	27,5	25,8

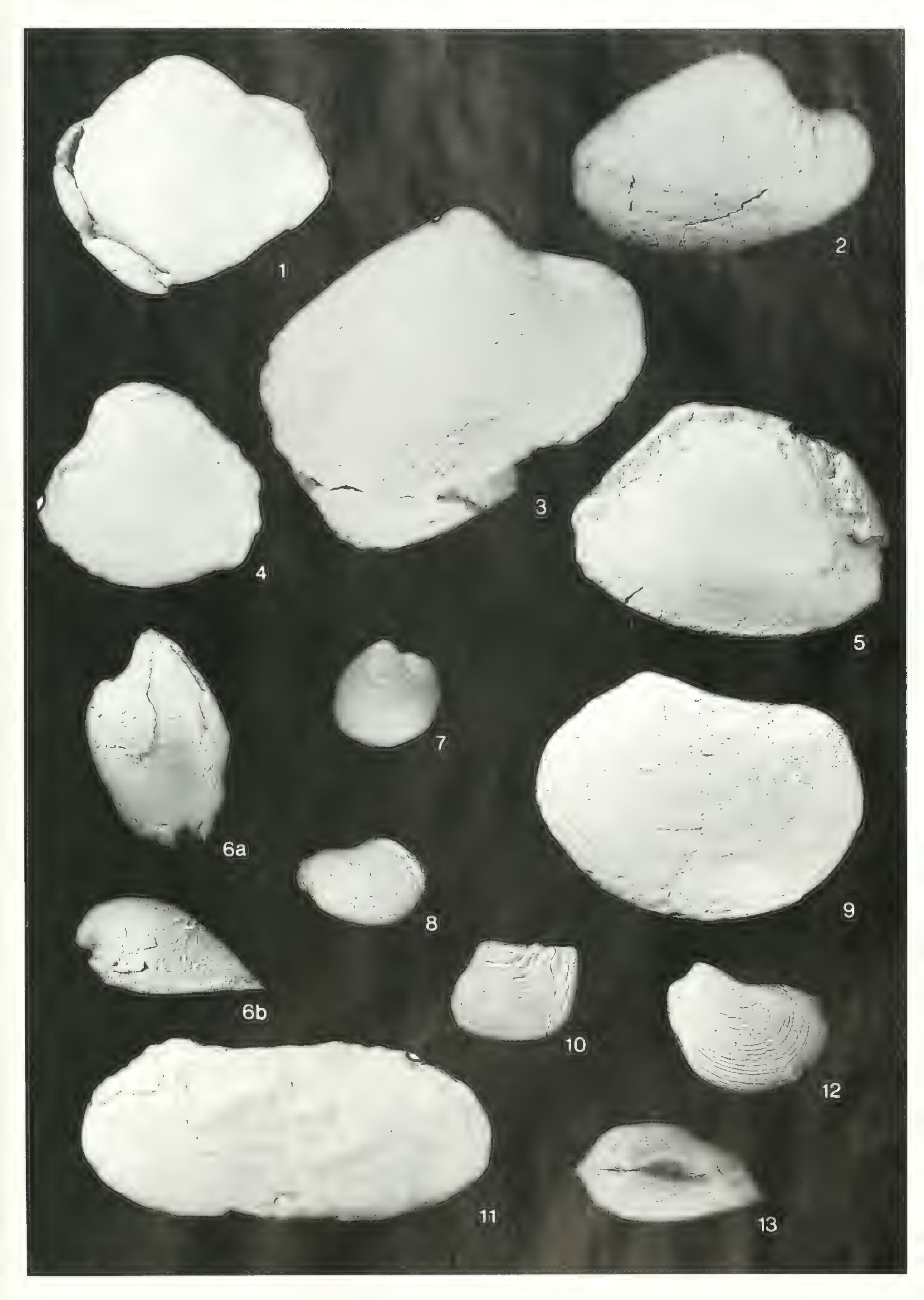
Beschreibung: Mittelgroße, flach gewölbte, inaequilaterale Klappe mit geradem kurzen Hinterrand und langem, leicht konkaven Vorderrand. Der Wirbel ist klein, leicht prosogyr und fällt steil zum Vorderrand sowie flach zum Hinterrand ab. Ein Flügel ist nicht erhalten. Die Skulptur besteht in der Wirbelregion ausschließlich aus feinen Anwachsstreifen. Im zweiten Schalendrittel treten dann wulstartige konzentrische Rippen hinzu, die im Ventralbereich zugunsten feiner gleichmäßiger konzentrischer Rippen zurücktreten.

Diskussion: Die Schalenmerkmale verweisen auf *I. nodai*. Nahe verwandt mit dieser Art ist *I. heinzi* Sornay (1965). Deren Abfall vom Wirbel zum Vorderrand scheint jedoch etwas flacher zu sein.

Aus dem laurasischen Raum wurde wiederholt *I. tenuistriatus* Nagao & Matsumoto beschrieben (u. a. Keller, 1982). Nach neueren Untersuchungen (Noda 1988) sind diese Formen jedoch nicht mit dem Holotyp von *I. tenuistriatus* ident, sondern sind zu *I. nodai* zu stellen.

Tafel 7

Fig. 1: ? *Venilicardia quadrata* (d'Orbigny); linke Klappe; BSP 1990 VI 672; x 1.
Fig. 2: „*Cyprina*" sp. Typ 1a; rechte Klappe; BSP 1990 VI 492; x 1.
Fig. 3: „*Cyprina*" sp. Typ 1b; rechte Klappe; BSP 1990 VI 694; x 1.
Fig. 4: „*Cyprina*" sp. Typ 2a; linke Klappe; BSP 1990 VI 647; x 1.
Fig. 5: „*Cyprina*" sp. Typ 2b; linke Klappe; BSP 1990 VI 754; x 1.
Fig. 6: „*Cyprina*" sp. Typ 2d; a) linke Klappe, b) Seitenansicht; BSP 1990 VI 554; x 1.
Fig. 7: *Cyprimeria vendoperana* (Leymerie); rechte Klappe; BSP 1990 VI 811; x1.
Fig. 8: *Paraesa subfaba* (d'Orbigny); linke Klappe; BSP 1990 VI 810; x 1.
Fig. 9: „*Venus*" sp.; linke Klappe; BSP 1990 VI 178; x 1.
Fig. 10: *Panopea mandibula* (Sowerby); linke Klappe; BSP 1990 VI 637; x 1.
Fig. 11: ? *Goniomya consignata* Roemer; linke Klappe; BSP 1990 VI 806; x 1.
Fig. 12: *Pleuromya ligerensis* (d'Orbigny); linke Klappe; BSP 1990 VI 369; x 1.
Fig. 13: *Pleuromya ligerensis* (d'Orbigny); Dorsalansicht; BSP 1990 VI 510; x 1.



SMETTAN, K.: Bivalven, Gastropoden und Serpuliden aus den Branderfleckschichten

Tafel 7

Stratigraphie und Verbreitung: Mittleres Obercenoman; Europa, Asien, Japan, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer.

Inoceramus sp.
Taf. 4, Fig. 10a, b

Material: 1 LK Steinkern.

Maße:	H	L
1990 VI 491	92,3	68,7

Beschreibung: Stark konvexe, große Klappe mit subquadratischem Umriß. Der sich gleichmäßig verjüngende, stark prosogyre, involute Wirbel überragt deutlich den Dorsalrand. Der Vorderrand ist fast gerade, während der Hinterrand einen rechten Winkel mit dem Dorsalrand des großen Flügels bildet. Der Ventralrand geht bogenförmig in den Hinterrand über. Die Skulptur besteht aus gleichmäßigen konzentrischen Anwachsstreifen, die am Scheitel der Klappe einen zum Ventralrand hin verstärkt hervortretenden Knick aufweisen.

Diskussion: Von der aus dem Alb von England beschriebenen *I. concentricus* unterscheidet sich die hier vorliegende Art durch den großen Flügel. Vermutlich handelt es sich hier um eine neue Art. Jedoch könnte dies nur anhand von weiterem Material geklärt werden.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer.

Überfamilie Pectinacea Rafinesque, 1815

Familie Pectinidae Rafinesque, 1815

Gattung *Entolium* Meek, 1865

Entolium membranaceum (Nilsson, 1827)
Taf. 5, Fig. 1

1827 *Pecten membranaceus* n. sp. - Nilsson: 23, Taf. 9, Fig. 16.
1866 *Pecten membranaceus* Nilsson - Zittel: 107, Taf. 17, Fig. 3.
1897 *Pecten* cfr. *membranaceus* Nilsson - Sohle: 40.

Material: 3 Klappen, z.T. in Schalenerhaltung, davon 1 doppelklappig.

Maße:	H	L
1990 VI 423	25,5	24,9
1990 VI 812	25,8	26
1990 VI 829	15,2	14

Beschreibung: Sehr flache und bis auf feine Anwachsstreifen skulpturlose Klappen mit orbikularem Umriß. Der sehr kleine, flache Wirbel wird von zwei mäßig großen Aurikeln eingefaßt. Die kurzen Crurae sind im Abdruck noch deutlich zu erkennen.

Diskussion: Von Dhondt bestimmte, morphotypisch idente rechte Klappen werden in der Münchner Sammlung unter der Bezeichnung *Entolium orbiculare* Sowerby aufbewahrt. *E. orbiculare* hat aber immer auf der LK makroskopisch erkennbare konzentrische Rippen, während bei dem hier vorliegenden doppelklappigen Exemplar beide Klappen skulpturlos sind.

Bezüglich der Unterscheidung zu der in ihrer äußeren Morphologie ähnlichen *Syncyclonema nilssoni* (Goldfuss) wird auf Dhondt (1971) verwiesen. Hier wird auch eine ausführliche Synonymie für *E. membranaceum* gegeben.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman - Maastricht; weit verbreitet in der „borealen“ Kreide Eurasiens.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: epifaunal.

Entolium (?n.) sp.
Taf. 5, Fig. 2

1897 *Pecten orbicularis* Sowerby - Sohle: 40, Taf. 4, Fig. 8.
1924 *Pecten orbicularis* Sowerby - Schlosser: 87.

Material: 6 Exemplare, z.T. in Schalenerhaltung, davon 2 doppelklappig.

Maße:	H	L	Apikalwinkel
1990 VI 508	40	41	97
1990 VI 673	39	41	98
1990 VI 1001	46	39	93

Beschreibung: Mittelgroße, sehr flache dünnschalige Klappen mit orbikularem bis suborbikularem Umriß. Die den sehr flachen Wirbel fast vollständig umfassenden Aurikel sind, soweit erkennbar, schmal und gleich groß. Beide Klappen tragen pultförmige Rippen, die mehrfach so breit sind wie die Zwischenräume zwischen diesen.

Diskussion: Die hier beschriebene Art ist *E. orbiculare* Sowerby (1817) sehr ähnlich. Auch befinden sich in der Münchner Sammlung mehrere Exemplare aus den Nördlichen Kalkalpen, die von Dhondt als *E. orbiculare* Sowerby bestimmt wurden. Hierbei handelt es sich allerdings durchweg um Einzelklappen. Bei den nun vorliegenden doppelklappigen Exemplaren ist aber eindeutig zu erkennen, daß beide Klappen deutlich konzentrische Rippen tragen. Dies widerspricht der Differentialdiagnose von *E. orbiculare* von Dhondt (1971), wonach nur die linke Klappe konzentrische Rippen trägt, während die rechte Klappe lediglich Anwachsstreifen zeigt. Jedoch beschrieb auch schon Noetling (1885) Exemplare von *E. orbiculare* mit beidseitiger identer Berippung.

In der Literatur wurde bisher bei den Pectinidae als einzige beidseitig konzentrisch berippte Art *Syncyclonema hagenowi* Dhondt (1971) aus dem Maastricht beschrieben. Diese hat jedoch im Gegensatz zum vorliegenden Material die für die Gattung *Syncyclonema* typischen unterschiedlich großen Aurikel mit konkavem Außenrand.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Nördliche Kalkalpen, ?Norddeutschland.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: epifaunal.

Gattung *Neithea* DROUET, 1824

Neithea aequicostata (LAMARCK, 1819)
Taf. 5, Fig. 4

1819 *Pecten aequicostatus* n. sp. - LAMARCK: 181, No.13.
v 1897 *Vola cenomanensis* n. sp. - SOHLE: 39, Taf. 4, Fig. 6.
1924 *Neithea aequicostata* LAMARCK - SCHLOSSER: 86.
1926 *Neithea aequicostata* LAMARCK - NOTH: 476.
v 1968 *Neithea aequicostata* LAMARCK - WOLFF: 314.

Material: 1 RK.

Maße:	H	L
1990 VI 816	10,5	8,5

Beschreibung: Kleine, stark gewölbte Klappe mit gleichgroßen, skulpturlosen Aurikeln. Die Skulptur der Schale besteht aus 34 dichtstehenden Radiärrippen, die nicht ganz den Vorder- und Hinterrand der Klappe erreichen und somit jeweils eine skulpturlose Area freilassen.

Diskussion: Genaue Beschreibung und Diskussion siehe in DHONDT (1973).

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Cenoman (Turon?); Europa, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer, v. a. in boreal gemäßigten Zonen.

Neithea cf. *coquandi* (PERON, 1877)
Taf. 5, Fig. 3a, b

? 1866 *Janaria quadricostata* SOWERBY - ZITTEL: 115, Taf. 18, Fig. 4b-h, non Fig. 4a.
1877 *Janaria coquandi* n. sp. - PERON: 501, Taf. 7, Fig. 7.
v 1897 *Vola quadricostata* SOWERBY - SOHLE: 39.
v 1897 *Vola ettalensis* n. sp. - SOHLE: 39, Taf. 4, Fig. 6.
? 1924 *Neithea quadricostata* SOWERBY - SCHLOSSER: 86.
? 1924 *Neithea quinquecostata* SOWERBY - SCHLOSSER: 87.
? 1926 *Neithea quadricostata* SOWERBY - NOTH: 476.
v 1968 *Neithea quadricostata* SOWERBY - WOLFF: 314.
v 1968 *Neithea alpina* D'ORBIGNY - WOLFF: 314.

Material: 6 RK, überwiegend in Steinkernerhaltung.

Maße:	H	L	Anzahl der Prinzipal- + Intercalarrippen
1990 VI 416	11	10,5	6 + 16
1990 VI 527	8	6,0	6 + n
1990 VI 703	11	12,5	6 + 25

Beschreibung: Kleine, hochgewölbte Klappen mit subtrigonalem Umriß. Der schlanke Wirbel ist stark involut und bis unter die Aurikeln gekrümmt. Die Skulptur besteht aus 6 kräftigen Prinzipalrippen, zwischen denen jeweils 1-5 Intercalarrippen gelegen sind. Diese sind z. T. als Spaltrippen der Principalrippen ausgebildet. Die kleinen Aurikeln sind bis auf eine feine Striemung skulpturlos.

Diskussion: Die bei dem untersuchten Material infolge der geringen Gehäusegröße stark variierende Anzahl der Intercalarrippen läßt keine eindeutige Artdiagnose zu. Die bis auf eine Striemung glatten Aurikel verweisen auf *N. coquandi* (PERON). DHONDT (1973) rechnete zu dieser Art z. T. auch das in der Münchner Sammlung befindliche Material von SOHLE aus dem Lichtenstättgraben. Jedoch sollte *N. coquandi* jeweils nur drei Intercalarrippen zwischen den Principalrippen aufweisen, was beim vorliegenden Material nicht der Fall ist.

Bezüglich der Differentialdiagnose der sehr ähnlichen Arten *N. regularis, N. quinquecostata, N. alpina, N. syriaca* und *N. sexcostata* wird auf DHONDT (1973) verwiesen.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Senon; Nördliche Kalkalpen, Europa, Afrika.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer.

Gattung: *Syncyclonema* MEEK, 1864

Syncyclonema cf. *haggi* DHONDT, 1971
Taf. 5, Fig. 5

1827 *Pecten laevis* n. sp. - NILSSON: 24, Taf. 9, Fig. 12.
1861 *Pecten laevis* NILSSON - GUMBEL: 570.
1866 *Pecten laevis* NILSSON - ZITTEL: 108, Taf. 17, Fig. 4.
1924 *Pecten* cfr. *laevis* NILSSON - SCHLOSSER: 87.
cf. 1971 *Syncyclonema haggi* n. sp. - DHONDT: 48, Taf. 2.

Material: 4 Klappen in Steinkernerhaltung.

Maße:	H	L
1990 VI 603	10,5	9,9
1990 VI 828	10,7	9,5
1990 VI 397	9,0	9,2
1990 VI 484	7,2	7,0

Beschreibung: Kleine, sehr flache und skulpturlose Klappen mit suborbikularem Umriß. Die ungleich großen Aurikel bilden einen geraden Dorsalrand.

Diskussion: Die etwas verschieden großen Aurikel verweisen auf die Gattung *Syncyclonema*. Das Fehlen eines Byssalsinus läßt jedoch nicht sicher ausschließen, daß es sich bei dem vorliegendem Material um Juvenilformen von *Entolium membranaceum* handelt.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Maastricht; Kosmopolit.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: epifaunal.

Gattung *Camptonectes* AGASSIZ in MEEK, 1864

? *Camptonectes (Boreionectes)* sp.
Taf. 5, Fig. 6

Material: 3 doppelklappige Exemplare, z.T. in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L
1990 VI 834	155	135
1990 VI 835	135	127

Beschreibung: Sehr große, schwach konvexe, dickschalige Klappen mit orbikularem bis suborbikularem Umriß, der durch Deformation z. T. assymetrisch verdrückt ist. Der nur undeutlich ausgeprägte Wirbel liegt mit den beiden unterschiedlich großen Aurikeln auf einer Linie. Die Oberfläche der Klappen ist bis auf feine konzentrische Anwachsstreifen glatt.

Diskussion: Der sehr schlechte Erhaltungszustand der Apikalregion läßt eine Zuordnung nur unter starken Vorbehalten zu. Möglicherweise gehört das Material zur Gattung *Camptonectes,* speziell zur Untergattung *Boreionectes,* die sich durch das Zurücktreten der Radiärskulptur auszeichnet. Nahe verwandt könnte *C. (B.) cinctus* (SOWERBY) aus der Unterkreide sein. Jedoch scheint die Schalendicke mit 5mm etwas zu ausgeprägt. Bisher wurden aus der Oberkreide und speziell aus den Nördlichen Kalkalpen noch keine Angehörigen dieser Art beschrieben. DHONDT (1981) vertrat die Meinung, daß diese Gattung auf den gemäßigt-borealen Raum beschränkt sei. Jedoch befindet sich in der Münchner Sammlung Material dieser Gattung auch aus dem Helvetikum.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Überfamilie Anomiacea RAFINESQUE, 1815

Familie Anomiidae RAFINESQUE, 1815

Gattung *Anomia* LINNE, 1758

Anomia cf. *papyracea* D'ORBIGNY, 1845
Taf. 5, Fig. 7

cf. 1845 *Anomia Papyracea* n. sp. - D'ORBIGNY: 755, Taf. 489, Fig. 7-10.

? 1924 *Anomia papyracea* D'ORBIGNY - SCHLOSSER: 87.

Material: 3 Steinkerne mit Schalenresten.

Maße:	H	L
1990 VI 700	13	18,3
1990 VI 684	-	16,7
1990 VI 839	15,8	20,2

Beschreibung: Kleine bis mittelgroße, sehr flache Klappen mit länglich ovalem bis suborbikularem Umriß. Der sehr kleine kaum erhabene Wirbel liegt etwas hinter dem schloßlosen Dorsalrand. Die Schale zeigt noch die typische glänzende Perlmuttstruktur und ist von feinen, konzentrischen Anwachsstreifen überzogen.

Diskussion: Der Erhaltungszustand läßt keine eindeutige Zuordnung zu. Nach der Wuchsform ist das Material am ehesten zu *A. papyracea* D'ORBIGNY zu stellen.

Stratigraphie und Verbreitung: Ab Unterkreide; England, Frankreich, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: sessile Suspensionsfiltrierer.

Überfamilie Limacea RAFINESQUE, 1815

Familie Limidae RAFINESQUE, 1815

Gattung *Plagiostoma* SOWERBY, 1814

Plagiostoma hoernesi (ZITTEL, 1866)
Taf. 5, Fig. 8

1866 *Lima Hoernesi* n. sp. - ZITTEL: 103, Taf. 16, Fig. 3.

Material: 1 doppelklappiges Exemplar und 3 Einzelklappen.

Maße:	H	L	>
1990 VI 185	106,3	93,8	89°
1990 VI 840	60,7	(56)	88°
1990 VI 553	46	(37)	85°

Beschreibung: Mittel- bis sehr große, nur schwach gewölbte, fast äquilaterale Klappen mit subtrigonalem Umriß. Die Ventralseite ist halbkreisförmig und geht kontinuierlich in den im Apikalteil geraden Hinterrand über. Oberhalb des ebenfalls geraden, etwas längeren Vorderrandes, liegt eine lange schmale mit feinen Radiärfurchen überzogene Lunula. Diese wird von der übrigen Klappe durch eine scharfe Kante abgegrenzt. Der vordere Apikalflügel ist sehr klein und fällt steil ab. Der hintere ist länglich und von kräftigen Anwachslinien überzogen. Die übrige Schale ist bis auf vereinzelte Anwachslinien glatt.

Diskussion: Das Material stimmt genau mit den Abbildungen und der Beschreibung von ZITTEL (1866) überein. Dieser erwähnte bereits die Verwandschaft zur Art *P. simplex* (D'ORBIGNY 1845), die aber viel stärker gewölbte Schalen aufweist. Morphologisch sehr ähnliche Arten stellen *P. difficilis* (D'ORBIGNY, 1845) und die mit ihr wahrscheinlich synonyme *P. meyeri* WOODS (1904) dar.

Die kleineren Exemplare des hier bearbeiteten Materials sind abgesehen von der Größe morphologisch ident, so daß es sich vermutlich um Juvenilformen der selben Art handelt.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Santon; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergel- und Sandsteinfazies.

Lebensweise: epibyssate Suspensionsfiltrierer.

Plagiostoma cf. *semiornata* (d'ORBIGNY, 1847)
Taf. 5, Fig. 9

cf. 1845 *Lima Semiornata* n. sp. - d'ORBIGNY: 555, Taf. 422, Fig. 1-3.

cf. 1866 *Lima Haidingeri* n. sp. - ZITTEL: 104, Taf. 16, Fig. 5.

Material: 2 Klappen in Schalenerhaltung, z. T. deformiert.

Maße:	H	L
1990 VI 816	29,3	37,5

Beschreibung: Mäßig große Klappen in Form eines Dreiecks, dessen Ungleichseitigkeit vermutlich durch Deformation verstärkt ist. Der Ventralrand ist mäßig konvex und zieht sich am Hinterende der Klappe weit zum Wirbel hinauf. Der Vorderrand ist gerade bis leicht konkav und relativ lang. Die lange schmale Lunula ist von feinen Radiärfurchen überzogen, während die übrige Schale bis auf feine konzentrische Anwachsstreifen glatt ist. Von den Aurikeln ist nur das mäßig große hintere erhalten.

Diskussion: Da nicht eindeutig zu erkennen ist, inwieweit der Umriß durch Deformation verändert ist, ist eine zweifelsfreie Artdiagnose nicht möglich. Ähnliche, ebenfalls verdrückte Formen beschrieb ZITTEL (1866) als *Lima Haidingeri*.

Stratigraphie und Verbreitung: Oberalb - Turon; Nördliche Kalkalpen, verbreitet in Europa.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: epibyssate Suspensionsfiltrierer.

Unterordnung Ostreina FERUSSAC, 1822

Überfamilie Ostreacea RAFINESQUE, 1815

Familie Gryphaeidae VIALOV, 1936

Gattung *Pycnodonte* FISCHER VON WALDHEIM, 1835

Pycnodonte vesiculare (LAMARCK, 1806)
Taf. 5, Fig. 10

1806 *Ostrea vesicularis* n. sp. - LAMARCK: 160.

1861 *Ostrea vesicularis* LAMARCK - GUMBEL: 370.

p. 1866 *Ostrea vesicularis* LAMARCK - ZITTEL: 123, Taf. 19, Fig. 6.

1926 *Gryphaea* cf. *vesicularis* LAMARCK - NOTH: 477.

1987 *Pycnodonte (Phygraea) vesicularis* (LAMARCK, 1806) - DHONDT: 72.

Material: 15 meist LK.

Beschreibung: Obwohl *P. vesiculare* eine der meist zitierten Arten der Kreide ist (vgl. WOODS 1913: 360ff.), ist eine Beschreibung der Form sehr schwierig, da dieser durch die Substratabhängigkeit des Schalenwuchses kaum Grenzen gesetzt sind. Bei ideal gewachsenen Klappen mit kleinen Anwachsstellen bildet die LK eine mittelgroße gryphaeenartige Form. Meist ist die Anwachsstelle aber größer und infolgedessen wird der Habitus napfförmig bzw. gleicht einer *Gryphaea* mit stark gestutztem Wirbel. Die Schale ist mäßig dick bis dick und läuft am Ventralrand dünn aus, weshalb die Schalen in diesem Bereich meist verdrückt sind. Bis auf feine, am Ventralrand meist kräftige, oft wellenförmige Anwachsstreifen ist die Schale skulpturlos. Zwei Exemplare zeigen eine rosa-violette Färbung der Schale, die vermutlich Reste der Orginalfärbung sind. Eine ausführliche Beschreibung dieser Art gibt WOODS (1913).

Diskussion: DHONDT (1985) unternahm den Versuch, die Morphotypen dieser extrem variablen und stratigraphisch langlebigen Art in Unterarten zu gliedern. Hiervon wurde jedoch in dieser Arbeit mangels Vergleichsmaterial Abstand genommen.

Stratigraphie und Verbreitung: (Alb?) Cenoman - Maastricht; Kosmopolit.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: epifaunal festgewachsen auf Molluskenschalen im tieferen Schelfbereich.

Gattung: *Rhynchostreon* BAYLE, 1878

Rhynchostreon plicatulum (LAMARCK, 1819)
Taf. 6, Fig. 1-4

1819 *Gryphaea plicatula* n. sp. - LAMARCK: 200, No. 11.

? 1897 *Exogyra columba* LAMARCK - SOHLE: 41.

v 1924 *Exogyra columba* LAMARCK - SCHLOSSER: 87.

1924 *Exogyra conica* SOWERBY - SCHLOSSER: 87.

1926 *Exogyra columba* LAMARCK - NOETH: 477.

1926 *Exogyra conica* SOWERBY - NOETH: 477.

1968 *Exogyra conica* SOWERBY - WOLFF: 314.

Material: 30 LK, 2 RK, 2 doppelklappige Exemplare.

Maße:	H	L	B(LK)
	19-34	13-18	6-22,7

Beschreibung: Sehr stark ungleichklappige Schalen mit großer, vermutlich substratabhängiger Variationsbreite der Schalenmorphologie. Die RK hat einen ovalen bis orbikularen Umriß und ist flach bis mäßig konvex. Der flach aufliegende Wirbel ist klein und stark opisthogyr. Die LK ist stark bis sehr stark konvex und hat einen subtriangularen bis ovalen Umriß. Der kräftige stark involute Wirbel, der meist eine terminale Anheftstelle aufweist, ist ebenfalls deutlich opisthogyr. Die ansonsten gleichmäßig gewölbte LK kann sowohl zum Hinterrand als auch zum Vorderrand steiler abfallen. Die bis auf unregelmäßige konzentrische Anwachsstreifen glatte Schale der LK zeigt bei ca. der Hälfte des Materials im apikalen Bereich eine unregelmäßige Radialberippung. Diese kann bei Exemplaren aus der Mergelfazies über die ganze Klappe hinwegziehen.

Diskussion: Infolge der substratbedingten extrem großen Merkmalsvariabilität der Schalenmorphologie ist eine Artdiagnose bei Austern und insbesondere der Familie Gryphaeidae oftmals sehr schwierig, so daß je nach Autor eine Vielzahl von Unterarten oder breitgefächerte Sammelarten beschrieben wurden. Entsprechendes Material aus den Nördlichen Kalkalpen wurde bisher in der Regel zu „*Exogyra columba*" = *Rhynchostreon suborbiculatum* (LAMARCK) oder „*Exogyra conica*" = *Amphidonte obliqatum* (PULTENEY) gestellt.

Eine Zugehörigkeit zur Gattung *Amphidonte* (= *E. conica*) kann für das hier untersuchte Material aufgrund des Fehlens der für diese Gattung typischen Chomata ausgeschlossen werden. Darüber hinaus zeigen typische Exemplare von *A. obliquatum* auch einen eher dreieckigen Querschnitt der LK, die meist auch viel geringer gewölbt ist.

Auf Grundlage der Arbeit von MALCHUS (1990), in deren Rahmen auch eine Revision der Gattung *Rhynchostreon*, einschließlich der europäischen Arten, vorgenommen wurde, erscheint für das vorliegende Material eine Zuordnung zu *R. plicatulum* wahrscheinlich. Insbesonders die geringe Größe von max. 34 mm sowie das Fehlen eines Radialsulkus, der bei *R. suborbiculatum* häufiger auftreten sollte, sprechen für eine diesbezügliche Zuordnung. Darüber hinaus soll *R. suborbiculatum* nur im Oberen Cenoman auftreten. Eine ausführliche Diskussion, insbesondere zur Abgrenzung zu den nahe verwandten Arten *R. mermeti* f. minor, *R. suborbiculatum* und *R. columbella* einschließlich entsprechender Synonymielisten, gibt MALCHUS (1990). Jedoch sollte dabei in Erwägung gezogen werden, ob die von ihm unterschiedenen Arten *R. mermeti, R. plicatulum* und *R. suborbiculatum* infolge der beschriebenen kontinuierlichen Übergangsformen an den Rändern ihrer geographischen Verbreitungsgebiete eventuell eher Unterarten im Sinne geographisch getrennter Populationen darstellen.

Stratigraphie und Verbreitung: ?Alb - Cenoman; Nördliche Kalkalpen, nördlicher Tethysbereich.

Vorkommen: Mergel- und Sandsteinfazies.

Lebensweise: epifaunale Suspensionsfiltrierer.

Familie Ostreidae RAFINESQUE, 1815

Gattung *Ostrea* LINNÉ, 1758

„*Ostrea*" *incurva* NILSSON, 1827
Taf. 6, Fig. 8

1827 *Ostrea incurva* n. sp. - NILSSON: 30, Taf. 7, Fig. 6

Material: 1 unvollständiges doppelklappiges Exemplar.

Maße:	H	L
1990 VI 693	22	17,7

Beschreibung: Mittelgroße Klappe mit schieftropfenförmigem Umriß, deren Wirbelregion abgebrochen ist. Durch einen in der Mitte der Klappen vertikal verlaufenden Rücken sind diese zweigeteilt.

Diskussion: Größe und die typische Form verweisen auf die stark variable *O. incurva*. Eine ausführliche Beschreibung und Synonymie für *O. incurva* ist in WOODS (1904-1913: 388ff.) gegeben.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Campan?; Kosmopolit.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: epifaunal.

Unterklasse Heterodonta NEUMAYR, 1884

Ordnung Veneroida H & A. ADAMS, 1856

Überfamilie Lucinacea FLEMING, 1828

Familie Fimbriidae NICOL, 1950

Gattung *Sphaera* SOWERBY, 1822

Sphaera corrugata SOWERBY, 1822
Taf. 6, Fig. 5a, b

1822 *Sphaera corrugata* n. sp. - SOWERBY: 42, Taf. 335.

Material: 1 LK in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L	B
1990 VI 807	79,6	(100)	40,5

Beschreibung: Große, hochgewölbte, dickschalige Klappe mit schiefovalem Umriß. Der leicht prosogyre Wirbel liegt in der hinteren Schalenhälfte und ist von einer feinen konzentrischen Riefung überzogen. Die übrige Schale ist von einer kräftigen, ungleichmäßigen Querrunzelung überzogen, die oberhalb des Ventralrandes wieder etwas zurücktritt. Dort sind auch noch schwächere radiäre Furchen zu erkennen. Diagnostisch ist das gut erhaltene Schloß. Der vordere, sehr große Kardinalzahn ist mit den Lateralzähnen verbunden. Hinter dem hinteren Lateralzahn befinden sich noch zwei weitere konische Lateralzähne.

Diskussion: Die aus dem Neokom ausführlich von WOODS (1907: 157f.) beschriebene *S. corrugata* SOWERBY zeigt im Gegensatz zu unserer Form einen suborbikularen Umriß und eine deutliche Radiärskulptur. Jedoch zeigen die Abbildungen in DRUSHCHITS & KUDRYAVTSEV (1960: Taf. 25, Fig. 6) und DHONDT & DIENI (1988), daß der Umriß einer gewissen Variabilität unterliegt und die Radiärskulptur oftmals nicht mehr zu erkennen ist, so daß das vorliegende Exemplar ebenfalls zu *S. corrugata* zu stellen ist.

Stratigraphie und Verbreitung: Valangin - Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen, Kaukasus, Sardinien.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Überfamilie Crassatellacea FERUSSAC, 1822

Familie Astartidae D'ORBIGNY, 1844

Gattung *Eriphyla* GABB, 1864

Eriphyla striata (SOWERBY, 1826)
Taf. 6, Fig. 6, 7

1826 *Astarte striata* n. sp. - SOWERBY: 35, Taf. 520, Fig. 1

Material: 5 doppelklappige, 1 einklappiges Exemplar, davon 1 Steinkern.

Maße:	H	L	B
1990 VI 192	29,7	31,8	7,7
1990 VI 643	25,5	25,5	5
1990 VI 193	19,6	22,6	4,2

Beschreibung: Kleine bis mäßig große, schwach konvexe Schalen mit suborbikularem bis orbikularem Umriß. Die Skulptur wird von feinen, regelmäßigen konzentrischen Rippen gebildet. Hierbei können unregelmäßig einzelne, kräftige konzentrische Furchen eingeschaltet sein. Der kleine, leicht prosogyre Wirbel bildet zum Vorderrand hin einen schwachen Sinus. Das Schloß der LK besteht aus zwei Kardinalzähnen, wobei der hintere fast mit dem Lateralzahn verschmilzt.

Diskussion: Schloß und Skulptur stimmen genau mit der Beschreibung von *E. lenticularis* (GOLDFUSS, 1840) in HOLZAPFEL (1889) und dem in der Münchner Sammlung aufbewahrtem Material der Typlokalität überein. Wie aber bereits von WOODS (1906) erwähnt, besteht der einzige Unterschied zwischen *E. lenticularis* und *E. striata* (SOWERBY, 1826) darin, daß letztere einen weniger deutlich orbikularen Umriß zeigt. Am vorliegenden Material ist aber ersichtlich, daß der Umriß einer gewissen Variabilität unterliegt und daher von einer Synonymie der beiden Arten ausgegangen werden kann.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Santon; Kosmopolit.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

gen. indet.

„*Astarte*“ *porrecta* REUSS, 1846
Taf. 6, Fig. 9

1846 *Astarte porrecta* n. sp. - REUSS: 2, Taf. 33, Fig. 19.

Material: 1 Steinkern

Maße:	H	L
1990 VI 399	2,3	2,9

Beschreibung: Sehr kleine Klappe mit subtrigonalem Umriß. Der prosogyre Wirbel ist deutlich nach vorne verschoben. Die Skulptur besteht aus 6 kräftigen, breiten und konzentrischen Rippen.

Diskussion: Skulptur und Form sind mit der von REUSS (1846) aus Böhmen beschriebenen *Astarte porrecta* ident. Da aber bisher noch nie deren Schloß beschrieben wurde, und dieses auch hier nicht erhalten ist, bleibt die Gattungszuordnung der Art fraglich. Ähnliche Morphotypen wurden von ABBAS (1962a) auch zu *Trigonia* und *Crassatella* gestellt. Ebenso ist nicht gänzlich auszuschließen, daß *Astarte porrecta* nur eine Juvenilform von *Astarte numismalis* D'ORBIGNY bzw. der nach DHONDT & DIENI (1988) mit ihr synonymen *Astarte costata* darstellt, da die Abbildung Taf. 262, Fig. 7 in D'ORBIGNY (1845) ebenfalls ein Exemplar mit nach vorne verschobenem Wirbel zeigt.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Nördliche Kalkalpen, Tschechien.

Vorkommen: Mergelfazies.

Überfamilie Cardiacea LAMARCK, 1809

Familie Cardiidae LAMARCK, 1809

Gattung *Granocardium* GABB, 1868

Granocardium productum (SOWERBY, 1832)

1832 *Cardium productum* n. sp.- SOWERBY in SEDGWICK & MURCHISON: 417, Taf. 39, Fig. 15.

1865 *Cardium productum* SOWERBY - ZITTEL: 141, Taf. 6, Fig. 1.

1987 *Granocardium productum* (J. SOWERBY, 1832) - DHONDT: 77, Taf. 4, Fig. 5, 6 (mit ausführlicher Synonymie).

Material: 1 unvollständiger Steinkern mit Schalenresten.

Maße:	H	L
1990 VI 546	(65)	-

Beschreibung: Hochgewölbte, große Klappe mit ursprünglich subquadratischem Umriß. Der das Schloß weit überragende kräftige Wirbel ist stark deformiert und erscheint dadurch noch länger. Die Skulptur besteht aus radiär angeordneten kräftigen Knotenreihen, wobei am Ventralrand zwischen diesen jeweils ein bis zwei schwächere Reihen eingeschaltet sind.

Diskussion: Skulptur und Wuchsform sprechen trotz des ungünstigen Erhaltungszustandes für die Gattung *Granocardium*. Der weit über den Dorsalrand reichende Wirbel ist etwas untypisch für *G. productum*. Jedoch bildete bereits MULLER (1898: Taf. 9, Fig. 13-14) Klappen mit einem ebenso dominanten Wirbel ab.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Campan; Kosmopolit.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: flach eingegrabene Suspensionsfiltrierer.

? *Granocardium* sp.
Taf. 6, Fig. 10

Material: 1 Steinkern.

Maße:	H	L	B
1990 VI 641	16,8	18,1	(9)

Beschreibung: Kleine, mäßig gewölbte Klappen mit subtrigonalem Umriß. Der Ventralrand ist halbkreisförmig. Der mäßig breite Wirbel ist vorne abgeflacht und überragt die Schloßkante. Von der Skulptur ist eine Vielzahl dicht stehender feiner Radiärrippen mit granulärem Aufbau zu erkennen.

Diskussion: Da nicht eindeutig zu entscheiden ist, ob die Berippung ursprünglich aus radiär angeordneten Knoten oder nur aus skulpturierten Radiärrippen bestand, kann die Zuordnung zur Gattung *Granocardium* nur unter Vorbehalt erfolgen.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Gattung *Protocardia* BEYRICH, 1845

Protocardia hillana (SOWERBY, 1813)
Taf. 6, Fig. 12

1813 *Cardium hillanum* - SOWERBY: 41, Taf. 14, ob. Abb.
1854 *Protocardia bifrons* n. sp. - REUSS: 145, Taf. 28, Fig. 19.
1865 *Cardium (Protocardia) hillanum* SOWERBY - ZITTEL: 146, Taf. 7, Fig. 1, 2.
1897 *Protocardia hillana* SOWERBY - SOHLE: 35, Taf. 3, Fig. 9.
1924 *Protocardium hillanum* SOWERBY - SCHLOSSER: 86.

Material: 1 LK, 1 RK Steinkerne mit Schalenresten.

Maße:	H	L
1990 VI 538	16,2	20,7
1990 VI 565	15,7	16

Beschreibung: Mäßig gewölbte Klappen mit subquadratischem, z.T. etwas gelängtem Umriß. Der hintere Teil, samt Wirbel, ist etwas abgeflacht. Kennzeichnend ist die für die Gattung diagnostische Skulptur. Das abgeflachte hintere Schalendrittel ist von 12-14 kräftigen Radialrippen überzogen, die ihrerseits von feinen Anwachsstreifen gekreuzt werden. Den Rest der Klappe bedeckt eine Vielzahl feiner konzentrischer Rippen.

Diskussion: Das Material stimmt gut mit den Beschreibungen in WOODS (1908) und ANDERT (1934) überein, auch wenn nur kleine Individuen vorliegen. Infolge der großen stratigraphischen und geographischen Reichweite sind mehrere Varietäten beschrieben worden, die aber alle bei der Art *P. hillana* (SOWERBY) belassen wurden. Die im Folgenden beschriebenen zwei Typen unterscheiden sich jedoch deutlich von *P. hillana* und stellen eventuell eigene Morphotypen dar.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Santon; Kosmopolit.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: infaunal flach eingegrabener Suspensionsfiltrierer.

Protocardia sp. Typ 1
Taf. 6, Fig. 11a, b

Material: 1 RK, Steinkern mit Schalenresten.

Maße:	H	L
1990 VI 539	22,6	29

Beschreibung: Hochgewölbte Klappe mit sich rasch verschmälerndem Wirbel, der die Schloßkante nur wenig überragt. Der Gehäuseumriß ist länglich oval, der Wirbel leicht nach vorne verschoben. Die 12 kräftigen Radiärrippen sind auf das steil abfallende Hinterende beschränkt. Der Rest der Klappe ist gleichmäßig gewölbt und von kräftigen konzentrischen Rippen überzogen.

Diskussion: Die vorliegende Art ist der von WOODS (1908) beschriebenen *P. anglica* ähnlich. Jedoch hat diese Art feine konzentrische Rippen, die hier fehlen.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: infaunal flach eingegrabener Suspensionsfiltrierer.

Protocardia sp. Typ 2
Taf. 6, Fig. 13

Material: 2 doppelklappige Steinkerne.

Maße:	H	L
1990 VI 548	11,3	14
1990 VI 549	9,2	13

Beschreibung: Kleine, gleichmäßig hochgewölbte, ovale Klappen mit sich rasch verjüngendem, nach hinten verschobenem Wirbel, der die Schloßkante deutlich überragt. Das hintere Schalendrittel ist mit 14 kräftigen Radialrippen, der Rest mit feinen konzentrischen Rippen besetzt.

Diskussion: Dieser Typ unterscheidet sich von *Protocardia* sp.. Typ 1 durch den fehlenden steilen Abfall am Hinterende und den etwas nach hinten verschobenen Wirbel. Die Schalengröße läßt eine Juvenilform der genannten Gattung vermuten.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergel- und Sandsteinfazies.

Lebensweise: infaunal flach eingegrabener Suspensionsfiltrierer.

Überfamilie Solenacea LAMARCK, 1809

Familie Cultellidae DAVIES, 1935

Gattung *Leptosolen* CONRAD, 1895

Leptosolen dupinianus (D'ORBIGNY, 1845)
Taf. 6, Fig. 14

1845 *Solen Dupinianus* n. sp. - D'ORBIGNY: 320, Taf. 350, Fig. 3, 4.
? 1854 *Leguminaria petersi* n. sp. - REUSS: 145, Taf. 27, Fig. 10.
? 1865 *Siliqua Petersi* REUSS - ZITTEL: 109, Taf. 1, Fig. 3.
1924 *Siliqua petersi* REUSS - SCHLOSSER: 86.
? 1968 *Leguminaria* sp. - WOLFF: 314.

Material: 2 Steinkerne.

Maße:	H	L
1990 VI 802	7	16,9

Beschreibung: Kleine, fast rechteckige Klappen mit klaffendem Hinterende. Dorsal- und Ventralrand sind gerade. Das Vorderende ist im Vergleich zum fast rechteckig abgestumpften Hinterende stärker abgerundet. Von dem kleinen, im vorderen Schalendrittel gelegenen Wirbel zieht eine kräftige Leiste schräg nach hinten ohne jedoch die Ventralseite zu erreichen. Als Skulptur ist eine schwache konzentrische Berippung angedeutet.

Diskussion: Oben beschriebene Formen wurden früher zur Gattung *Siliqua* gestellt. Diese setzt aber erst im Eozän ein. Nach WOODS (1909) sind die kretazischen For-

men zur Gattung *Leptosolen* zu stellen. Sehr ähnlich zur oben beschriebenen Art sind *L. concentristriatus, L. petersi, L. truncatulata*. Für keine dieser Formen liegt eine ausreichende Differentialdiagnose vor, die eine Abgrenzung dieser Formen auf Artniveau rechtfertigt.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Coniac; England, Frankreich, Sachsen, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: tief eingegraben, selektiver Suspensionsfiltrierer.

Überfamilie Arcticacea NEWTON, 1891

Familie Arcticidae NEWTON, 1891

Vorbemerkung: Die im Folgenden beschriebenen Formen gehören aufgrund ihres cypriniformen Habitus vermutlich alle zu den Arcticidae = „*Cyprina*". Da es jedoch in keinem Fall möglich war, das Schloß zu präparieren, ist nicht sicher auszuschließen, daß sich auch Vertreter der Veneracea darunter befinden. Hier wären besondes die früher in der Sammelgattung *Cytherea* zusammengefaßten Formen zu berücksichtigen.

Die bisher zur Sammelgattung „*Cyprina*" gestellten Arten werden im Treatise (MOORE 1969) zum größten Teil auf die Gattungen *Arctica* SCHUMACHER, 1817, *Venilicardia* STOLICZKA, 1870 und *Epicyprina* CASEY, 1952 verteilt. Deren Differentialdiagnosen beruhen ausschließlich auf dem Schloßbau, der bei dem vorliegenden Material aufgrund des Erhaltungszustandes nicht mit herangezogen werden konnte. Aber auch innerhalb der Gattungen war bis auf eine Ausnahme keine eindeutige Artdiagnose durchführbar. Denn in der Literatur wurde zwar eine Vielzahl überwiegend sehr ähnlicher Arten aufgestellt, aber keine genauen Differentialdiagnosen gegeben. Folglich existieren zahllose Synonymien, die je nach Autor verschieden weit gefaßt wurden. Die Unterschiede beruhen meist ausschließlich auf der Form des Umrisses, der aber - wie am Material ersichtlich - einer großen Variabilität unterliegt. Die folgende Unterteilung in Morphotypen stellt somit noch keine systematische Zuordnung zu einer bestimmten Gattung oder Art dar, sondern soll nur eine Diskussionsgrundlage für eine eventuelle Revision der gesammten Gruppe sein. Aus diesem Grund wurde hier auch auf die Erstellung von Synonymielisten verzichtet.

Gattung *Venilicardia* STOLICZKA, 1870

? *Venilicardia quadrata* (D'ORBIGNY, 1844)
Taf. 7, Fig. 1

1844 *Cyprina Quadrata* n. sp. - D'ORBIGNY: 104, Taf. 276.

Material: 1 doppelklappiges Schalenexemplar.

Maße:	H	L
1990 VI 672	44,9	(52)

Beschreibung: Mittelgroße, dickschalige, inäquilaterale Klappen mit annähernd rechteckigem Umriß. Der gerade Hinterrand ist etwa doppelt so hoch wie der leicht konvexe Vorderrand. Von dem kräftigen, involuten, leicht prosogyren Wirbel, der den Schloßrand deutlich überragt, zieht ein flacher Rücken zum ventralen Ende des Hinterrandes. Die Skulptur besteht aus feinen regelmäßigen Anwachsstreifen.

Diskussion: Das vorliegende Exemplar entspricht genau den Beschreibungen von *Cyprina quadrata* in GEINITZ (1873: 62, Taf.17, Fig. 15-16) und WOODS (1907: 146, Taf. 23, Fig. 6-9). Zur vermutlichen Synonymie mit *V. ligeriensis* (D'ORBIGNY, 1844) hat DACQUÉ (1939: 51) ausführlich Stellung genommen. Vermutlich gehören einige der im folgenden beschriebenen Typen ebenfalls zu *V. quadrata*.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Turon; Frankreich, England, Sachsen, Nördliche Kalkalpen.

„*Cyprina*" sp. Typ 1a
Taf. 7, Fig. 2

Material: 2 doppelklappige Schalenexemplare.

Maße:	H	L
1990 VI 182	46	61,5
1990 VI 492	44,5	62,7

Beschreibung und Diskussion: Diese zwei Exemplare unterscheiden sich von *V. quadrata* in erster Linie durch den stärker gelängten Umriß, den etwas mehr abgerundeten Hinterrand und den deutlich prosogyren Wirbel.

„*Cyprina*" sp. Typ 1b
Taf. 7, Fig. 3

Material: 1 doppelklappiges Exemplar und 1 RK in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L
1990 VI 694	73,8	80,7
1990 VI183	65	85,7

Beschreibung und Diskussion: Zwei großwüchsige Exemplare, deren konvexer Ventralrand kontinuierlich in den Vorderrand übergeht. Ansonsten hinsichtlich der Form sehr ähnlich Typ 1a.

„*Cyprina*" sp. Typ 2a
Taf. 7, Fig. 4

Material: 7 Exemplare z.T. in Schalenerhaltung, davon 3 doppelklappig.

Maße:	H	L
1990 VI 654	41,7	48,5
1990 VI 647	43,2	46
1990 VI 649	61	-

Beschreibung und Diskussion: Mittelgroße Klappen mit stark inäquilateralem, trigonalem Umriß. Von dem weit nach vorne verschobenen prosogyren Wirbel ziehen zwei deutliche Kanten zum Hinterende der geraden

Ventralseite. Unterhalb des Wirbels ist am Vorderrand ein breiter Sinus eingelassen. Die Klappen zeigen eine recht unterschiedliche Wölbung.

„*Cyprina*" sp. Typ 2b
Taf. 7, Fig. 5

Material: 2 Einzelklappen z.T. in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L
1990 VI 744	51	63,7
1990 VI 754	45,4	66

Beschreibung und Diskussion: Dieser Morphotyp ist deutlich länger als das unter Typ 2a beschriebene Material. Im übrigen aber diesem sehr ähnlich.

„*Cyprina*" sp. Typ 2c

Material: 3 Exemplare z.T. in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L
1990 VI 748	58	51,5

Beschreibung und Diskussion: Mäßig große, stark konvexe Klappen mit sehr breitem Wirbel. Die beiden Kanten im hinteren Teil der Klappe sind im Vergleich zu Typ 2a und b relativ kurz. Die Höhe der Klappe ist deutlich größer als die Länge.

„*Cyprina*" sp. Typ 2d
Taf. 7, Fig. 6a, b

Material: 1 LK mit Schalenresten.

Maße:	H	L
1990 VI 554	40,3	(31)

Beschreibung: Die seitlich gestauchte Klappe zeigt einen annähernd trapezoidalen Umriß. Durch den sehr hochgewölbten sich gleichmäßig verjüngenden Wirbel erhält die Muschel eine mützenartige Form. Vom schwach prosogyren Wirbel zieht je ein deutlicher Rücken zum Hinterrand bzw. dem Ende des Ventralrandes.

Diskussion: Die erhabene mützenartige Form erinnert zwar an die Familie Glossidae (=Isocardiidae), jedoch verweisen die zwei Rückenkanten auf eine schlanke cyprinoide Form.

„*Cyprina*" sp. Typ 3

Material: 1 doppelklappiges Exemplar.

Maße:	H	L
1990 VI 648	53	50,5

Beschreibung: Flachgewölbte Klappe mit subtrigonalem bis suborbikularem Umriß. Der schmale hakenförmig gekrümmte Wirbel überragt deutlich den Dorsalrand. Eine Kante im hinteren Teil der Klappe ist nur noch andeutungsweise zu erkennen.

Vorkommen: Sämtliche cypriniforme Muscheln wurden in der Sandsteinfazies gefunden.

Lebensweise: vermutlich semiinfaunal.

Überfamilie Veneracea RAFINESQUE, 1815

Familie Veneridae RAFINESQUE, 1815

Gattung *Cyprimeria* CONRAD, 1864

Cyprimeria vendoperana (LEYMERIE, 1842)
Taf. 7, Fig. 7

1842 *Lucina vendoperana* n. sp. - LEYMERIE: 4, Taf. 5, Fig. 3.
? 1924 *Venus* cfr. *rhotomagensis* D'ORBIGNY - SCHLOSSER: 86.
? 1968 *Venus rhotomagensis* D'ORBIGNY - WOLFF: 314.

Material: 1 Steinkern der RK, z.T. in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L
1990 VI 811	22	23,4

Beschreibung: Flach gewölbte Klappe mit orbikularem Umriß und deutlich prosogyrem Wirbel. Von der Skulptur sind Reste konzentrischer Anwachsstreifen und einer sehr feinen Radialstriemung zu erkennen. Das Schloß besteht aus je zwei hinteren und vorderen Kardinalzähnen, wobei der vorderste bei der Präparation abgebrochen ist.

Diskussion: Der Aufbau des Schlosses und die schwache Radialstriemung verweisen auf die Gattung *Cyprimeria*. Der deutliche Wirbel ist typisch für *C. vendoperana*, die aus der Unterkreide beschrieben wurde. Die von SCHLOSSER (1924) und WOLFF (1968) erwähnte *C. rhotomagensis* (D'ORBIGNY) zeigt nach der Orginalbeschreibung im Gegensatz zum vorliegenden Material einen annähernd geraden Hinterrand.

Stratigraphie und Verbreitung: Neokom - Cenoman; England, Frankreich, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: infaunal, mäßig tief eingegraben.

Gattung *Paraesa* CASEY, 1952

Paraesa subfaba (D'ORBIGNY, 1850)
Taf. 7, Fig. 8

1850 *Venus subfaba* n. sp. - D'ORBIGNY: 237.
? 1924 *Venus faba* SOWERBY - SCHLOSSER: 86.

Material: 4 Klappen in Schalenerhaltung.

Maße:	H	L
1990 VI 810	18,9	25
1990 VI 827	13,9	20

Beschreibung: Kleine, flach gewölbte Klappen mit länglich ovalem Umriß. Der Vorderrand ist deutlicher gerundet als der z.T. leicht truncate Hinterrand. Vor dem meist mittständigen Wirbel bildet der Dorsalrand einen leichten Sinus, während der Teil hinter dem Wirbel gerade ist. Die Skulptur besteht aus kräftigen konzentrischen Rippen, die doppelt so breit sind wie die zwischen ihnen gelegenen Furchen. Das Schloß besteht aus zwei kleinen Kardinalzähnen unter dem Wirbel und einem in zwei Leisten gespaltenen Zahn hinter dem Wirbel.

Diskussion: Das vorliegende Material stimmt in Form und Schloßbau gut mit der Beschreibung von *Tapes subfaba* in ANDERT (1934) überein. Dort wird auch ausführlich auf die eventuelle Synonymie mit „*Venus*“ *faba* SOWERBY (1827) eingegangen.

Die systematische Stellung der Art war lange Zeit unsicher. Heute wird die Art zusammen mit „*Venus*“ *faba* (SOWERBY) in die neugeschaffene Gattung *Paraesa* CASEY (1952) gestellt. Die von WOLFF (1968) erwähnte *V. subdecussata* unterscheidet sich durch den terminal nach vorne verschobenen Wirbel.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Campan; Sachsen, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Folgender Morphotyp konnte aufgrund des Erhaltungszustandes und der Merkmalsarmut innerhalb der Veneridae nicht genauer eingeordnet werden.

„*Venus*“ sp.
Taf. 7, Fig. 9

Material: 1 doppelklappiges Schalenexemplar.

Maße:	H	L
1990 VI 178	44,5	61,5

Beschreibung: Schwach gewölbte, mittelgroße Klappen mit querovalem Umriß. Der leicht prosogyre Wirbel liegt im vorderen Schalendrittel. Die Skulptur besteht aus feinen konzentrischen Anwachsstreifen, denen unregelmäßig stärkere zwischengeschaltet sind.

Diskussion: Die Wuchsform verweist auf die Zuordnung zu den Veneridae.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Überfamilie Hiatellacea GRAY, 1824

Familie Hiatellidae GRAY, 1824

Gattung *Panopea* MENARD DE LA GROYE, 1807

Panopea mandibula (SOWERBY, 1813)
Taf. 7, Fig. 10

1813 *Mya mandibula* n. sp. - SOWERBY: 93, Taf. 43.
? 1865 *Panopea rustica* n. sp. - ZITTEL: 110, Taf. 1, Fig. 4.

Material: 1 zweiklappiger Prägesteinkern.

Maße:	H	L
1990 VI 637	20	25,5

Beschreibung: Stark inäquilaterale, schwach gewölbte Klappen mit rechteckigem bis leicht rhomboidalem Umriß. Der abgestutzte, fast gerade Hinterrand ist stark klaffend. Der Vorderrand ist leicht konvex gerundet. Vom Hinterende des Ventralrandes zieht eine schwache Furche schräg über die Klappe zu dem terminal nach vorne verschobenen Wirbel. Die Skulptur besteht aus kräftigen unregelmäßigen Falten, die den Umriß der Klappe nachzeichnen.

Diskussion: Von der von SOHLE (1897), SCHLOSSER (1924), NOTH (1926) und WOLFF (1968) aus dem Cenoman der Nördlichen Kalkalpen genannten *P. gurgitis* (BRONGNIART, 1822) unterscheidet sich oben beschriebene Art vor allem durch den terminal gelegenen Wirbel und die schwache Furche.

Stratigraphie und Verbreitung: Apt - Santon; England, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: tief eingegraben, selektiver Suspensionsfiltrierer.

Unterklasse Anomalodesmata DALL, 1889

Ordnung Pholadomyoida NEWELL, 1965

Überfamilie Pholadomyacea GRAY, 1847

Familie Pholadomyidae GRAY, 1847

Gattung *Goniomya* AGASSIZ, 1841

? *Goniomya consignata* ROEMER, 1841
Taf. 7, Fig. 11

1841 *Goniomya consignata* GOLDFUSS - ROEMER: 75, Taf. 10, Fig. 3.
non 1840 *Lysianassa designata* n. sp. - GOLDFUSS: 264, Taf. 154, Fig. 13.

Material: 1 doppelklappiges Schalenexemplar.

Maße:	H	L
1990 VI 806	36	84

Beschreibung: Große, dünnschalige, mäßig gewölbte, stark inäquilaterale Klappe mit elongat rechteckigem Umriß. Vorder- und Hinterrand sind deutlich gerundet. Der leicht opisthogyre Wirbel liegt im vorderen Viertel des Dorsalrandes und fällt flach zum Vorderrand ab. Die stärkste Wölbung der Klappe ist hinter dem Wirbel. Das Hinterende ist leicht klaffend. Die Skulptur besteht aus ungleichmäßigen Anwachslinien, von denen einige wulstartig verdickt sind.

Diskussion: Form und Skulptur sind ident mit der in ROEMER (1841) abgebildeten *G. consignata* (GOLDFUSS, 1840) sic !. Obwohl GOLDFUSS (1840) seine Art als *G. designata* bezeichnet hatte, hielten GEINITZ (1872: 71, Taf. 19, Fig. 8) und SOHLE (1897: 33) sie für synonym mit *L. consignata* in ROEMER (1841). MULLER (1898: 71) hingegen betrachtete sie aufgrund des Umrisses als eine eigene Art. Dieses Problem könnte nur im direkten Vergleich der Holotypen gelöst werden. Abbildungen von *G. designata* in jüngeren Arbeiten, u. a. KAEVER et al. (1974) zeigen meist stärker berippte Formen. Die für die Gattung *Goniomya* typischen V-förmigen Rippen in der Wirbelregion sind beim vorliegenden Stück, sowie auf der Orginalabbildung in ROEMER (1841) nur undeutlich entwickelt, so daß die Gattungszugehörigkeit etwas zweifelhaft ist.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Santon; Sachsen, Norddeutschland, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

„*Pholadomya*" sp.

Material: 1 Steinkern.

Maße:	H	L
1990 VI 490	63	128

Beschreibung: Große, hochgewölbte Klappe mit elongat rechteckigem Umriß. Der deutlich konvexe Ventralrand zieht vom gerundeten Vorderrand zum fast rechtwinklig abgeschnittenen Hinterrand. Der weit nach vorne verschobene Wirbel fällt zum Vorderrand steil, zum Hinterrand gleichmäßig flach ab. Im Bereich des Wirbels sind Reste einer kräftigen konzentrischen Berippung erhalten.

Diskussion: In den älteren Arbeiten wurden Formen dieses Morphotyps, der sehr häufig im Helvetikum der Schweiz zu finden ist, generell zur Gattung *Pholadomya* gestellt. Diese Definition entspricht aber nach dem derzeitigen Stand der Systematik eher der der Überfamilie Pholadomyacea. Der Erhaltungszustand des vorliegenden Materials läßt keine genauere Zuordnung zu.

Stratigraphie: Mittelcenoman.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Familie Pleuromyidae DALL, 1900

Gattung *Pleuromya* AGASSIZ, 1845

Pleuromya ligerensis (D'ORBIGNY, 1843)
Taf. 7, Fig. 12, 13

1843 *Pholadomya ligerensis* n. sp. - D'ORBIGNY: 355, Taf. 363, Fig. 8, 9.

Material: 4 doppelklappige Steinkerne.

Maße:	H	L
1990 VI 634	35	31
1990 VI 369	(27)	(35,5)
1990 VI 750	42	-

Beschreibung: Mäßig große, stark inäquilaterale Klappen mit subtrigonalem bis länglich ovalem Umriß. Der terminal nach vorne verschobene orthogyre Wirbel ist stark involut und überragt deutlich den Dorsalrand. Die mäßig gewölbten Klappen fallen steil zum nur leicht konvexen Vorderrand ab. Zum Hinterrand, der fließend in den Ventralrand übergeht, fällt die Klappe flach ab. Die Skulptur besteht aus dichtstehenden, kräftigen, wulstartigen konzentrischen Rippen.

Diskussion: Das Material stimmt in Form und Skulptur sehr gut mit *P. ligerensis* überein. Das bei dieser Art schwach klaffende Hinterende ist bei dem hier bearbeiteten Material entweder abgebrochen oder verdrückt. Das Fehlen einer Radiärberippung läßt eine Zuordnung zur Gattung *Pleuromya* wahrscheinlich erscheinen.

Stratigraphie und Verbreitung: (Apt?) Cenoman - Unterturon; Frankreich, Regensburg, Nördliche Kalkalpen, ?Afrika.

Vorkommen: Bis auf ein Exemplar alle aus der Sandsteinfazies.

Klasse Gastropoda CUVIER, 1797

Vorbemerkung: Die Terminologie der Gehäusebeschreibung richtet sich nach WENZ (1938) bzw. WOLFF (1970) und kann Abb. 5 entnommen werden. Die Größenklassifizierung entspricht ebenfalls der bei WENZ (1938), d.h.: <5 mm = sehr klein, 5-15 mm = klein, 15-30 mm = mäßig- bzw. mittelgroß, >30 mm = groß.

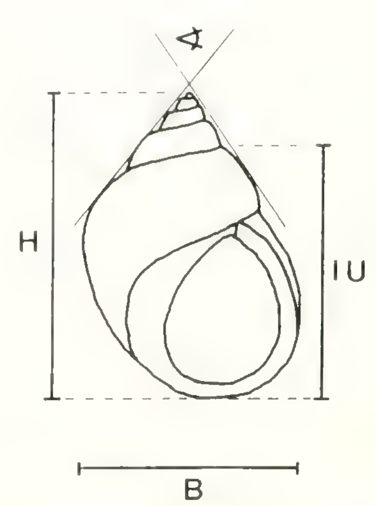


Abb. 5: Orientierung und Maßschema der Gastropoden. H = Höhe, B = Breite, IU = Höhe letzter Umgang, > = Apikalwinkel.

Unterklasse Prosobranchia MILNE-EDWARDS, 1848

Ordnung Archaeogastropoda THIELE, 1925

Überfamilie Trochacea RAFINESQUE, 1815

Familie Trochidae RAFINESQUE, 1815

Gattung *Discotectus* FAVRE, 1913

? *Discotectus* cf. *buneli* (D'ARCHIAC, 1846)

cf. 1846 *Trochus Buneli* n. sp. - D'ARCHIAC: 335, Taf. 22, Fig. 9.
1924 *Trochus* aff. *Buneli* D'ARCHIAC - SCHLOSSER: 85.
cf. 1967 *Astele buneli* (D'ARCHIAC) - RAHMAN: 29, Taf. 5, Fig. 6.

Material: 1 Schalenexemplar.

Maße:	H	B	lU	<
1990 VI 558	(17)	15,4	6,8	(46°)

Beschreibung: Schlecht erhaltenes, mittelgroßes trochiformes Gehäuse. Die Oberfläche ist von mehreren Reihen spiralig angeordneter Knoten bedeckt, von denen diejenigen in der Mitte der konvexen Windung deutlicher ausgebildet sind. An der schwach konvexen Basis der letzten Windung gehen die Knotenreihen in mindestens 5 Spiralleisten über.

Diskussion: Der Erhaltungszustand läßt keine eindeutige Art- und Gattungsbestimmung innerhalb der Trochidae zu. Am ähnlichsten ist das vorliegende Exemplar der in RAHMAN (1967) als *Astele buneli* beschriebenen Art. Nach KOLLMANN (1982) ist die Art zur Gattung *Discotectus* zu stellen. Diese Gattung sollte aber nach WENZ (1938) eine flache glatte Basis haben. Somit muß die systematische Zuordnung vorerst fraglich bleiben.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Frankreich, Sachsen, Tschechien, Syrien, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Gattung *Margerita* LEACH in GRAY, 1847

Margerita sp.
Taf. 8, Fig. 1

Material: 1 Steinkern.

Maße:	H	B	lU	<
1990 VI 840	(10,5)	7,9	6,3	45°

Beschreibung: Kleines trochiformes Gehäuse mit skulpturlosen Windungen, die einen kleinen Nabel umgeben.

Diskussion: Die vorliegende Schnecke ähnelt sehr der in ANDERT (1934) beschriebenen *Margerita radiulata*, besitzt im Gegensatz zu dieser jedoch einen steileren Apikalwinkel.

Stratigraphie und Verbreitung: Obercenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Überfamilie Neritacea RAFINESQUE, 1815

Familie Neritidae RAFINESQUE, 1815

Dieser Gruppe sei folgendes Zitat von KOLLMANN (1982: 33) vorangestellt: „Die Bestimmung von Neritidae ohne größeres Material ist von vornherein nahezu unmöglich. Dies liegt an der Merkmalsarmut und der großen Variationsbreite der Gehäuse".

Gattung: *Otostoma* D'ARCHIAC, 1815

? *Otostoma michaillensis* (PICTET & CAMPICHE, 1862)
Taf. 8, Fig. 2a, b

1862 *Nerita Michaillensis* n. sp. - PICTET & CAMPICHE: 402, Taf. 76, Fig. 4.

Material: 1 Schalenexemplar.

Maße:	H	B	lU
1990 VI 755	9,3	12,8	9

Beschreibung: Kleine, fast kugelförmige Gehäuse mit halbmondförmiger Mündung. Die Windungen gewinnen rasch an Höhe und Breite, so daß die Spira die letzte Windung kaum überragt. Die Sutur ist deutlich und etwas eingesenkt. Die Skulptur besteht aus feinen Anwachsstreifen, die im oberen Teil der letzten Windung deutlicher werden und sich zu kleinen kräftigen, nach hinten gebogenen Rippen verstärken.

Diskussion: Ein mit dem vorliegenden Material identes Gehäuse wurde von PICTET & CAMPICHE (1861-64) als *Nerita michaillensis* aus dem Urgon beschrieben. Die Art ist aufgrund der Achsialrippen vermutlich zur Gattung *Otostoma* zu stellen. Dies wäre aber nur bei erhaltenem Spindelseptum eindeutig zu entscheiden.

Stratigraphie und Verbreitung: Oberbarrême - Cenoman; Schweizer Jura, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: herbivor, Anzeiger für Brackwasser mit Verbindung zum offenen Meer (KOWALKE & BANDEL 1996).

gen. et sp. indet. ex fam. Neritidae
Taf. 8, Fig. 3

Material: 1 Schalenexemplar.

Maße:	H	B	lU
1990 VI 480	21,5	19	20

Beschreibung: Mittelgroßes, ungenabeltes Gehäuse mit dominanter letzter Windung, die fast das ganze Gehäuse einnimmt und in einer großen, schiefen und breitelliptischen Mündung ihren Abschluß findet. Die linienhafte Sutur ist nur im letzten Windungsdrittel zu erkennen. Hier bildet sich unterhalb der Sutur ein kleiner Wulst aus. Das Gehäuse ist von einer Vielzahl feiner aber deutlicher Anwachsstreifen überzogen. Im streifenden Licht kann man noch eine breitere Spiralstruktur erkennen, so daß die Oberfläche von axial angeordneten Knoten überzogen scheint.

Diskussion: Ähnliche Formen wurden bisher unter sehr verschiedenen Gattungs- und Artnamen beschrieben (u. a. *Nerita*, *Neritopsis*, *Otostoma*). Da das für eine Gattungsdiagnose relevante Spindelseptum nicht präparierbar war, konnte keine genauere Zuordnung durchgeführt werden.

Stratigraphie und Verbreitung: Ähnliche Formen sind weit verbreitet und aus der ganzen Kreide bekannt.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: vermutlich Algenweider.

Ordnung Mesogastropoda WENZ, 1938

Überfamilie Architectonicacea

Familie Architectonicidae

Gattung *Semisolarium* COSSMAN, 1915

Semisolarium cf. *moniliferum* (MICHELIN, 1833)
Taf. 8, Fig. 4a, b

cf. 1833 *Solarium Moniliferum* n. sp. - MICHELIN: Taf. 34 (fide WOLFF 1970: 45).

cf. 1970 *Semisolarium moniliferum* MICHELIN - WOLFF: 45, Taf. 2, Fig. 7.

Material: 1 Exemplar, z.T. mit Schalenresten.

Maße:	H	B	lU	<
1990 VI 841	(8)	14,9	(7)	122°

Beschreibung: Mittelgroßes, evolutes, flachkegeliges Gehäuse mit großem offenen Nabel, der durch eine mit Knoten besetzte Kante zur Basis hin begrenzt ist. Von der Skulptur sind nur noch Reste einer mit kräftigen Knoten besetzten Spiralleiste knapp unter der Sutur erhalten. Das übrige Gehäuse zeigt nur noch stark prosokline Anwachsstreifen.

Diskussion: Für eine eindeutige Artbestimmung ist die Skulptur zu schlecht erhalten. Die systematische Stellung der Gattung *Semisolarium* wird in der Literatur unterschiedlich gehandhabt. Die Zuordnung hier folgt KOLLMANN (1979).

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Cenoman; Frankreich, Nördliche Kalkalpen, Nordafrika.

Vorkommen: Mergelfazies.

Uberfamilie Hipponicacea

Familie Vanicoroidae GRAY, 1840

Gattung *Vanicoro* QUAY & GAIMOND, 1832

Vanicoro sp.
Taf. 8, Fig. 5

Material: 1 deformierter Steinkern mit Schalenresten.

Maße:	H	B	lU	<
1990 VI 602	21,1	-	16,3	125°

Beschreibung: Mittelgroßes Gehäuse aus drei sich rasch vergrößernden Umgängen, die infolge der Deformation nur noch schwach konvex sind. Die Sutur ist rinnenartig versenkt und von einer schmalen aber kräftigen Kante begleitet. Diese trägt kräftige Radialrippen, die auf den Windungsflanken zu feinen Fäden auslaufen. Eine dichte Folge von Spiralfäden kreuzt diese so, daß eine gitterartige Skulptur entsteht. Die Mündung war ursprünglich wahrscheinlich elliptisch, mit einer scharfen Außenlippe und einer geraden Innenlippe. Eine Parietallippe ist nicht zu erkennen. Der Nabel ist relativ groß und tief.

Diskussion: Eine ebensolche Skulptur (Spiralfäden und prosokline Achsialrippen) bei Gehäusen mit naticider Form wurde für die Gattung *Vanicoro* beschrieben. Ob das hier vorliegende Exemplar mit der von WOLFF (1970: 94f., Taf. 4, Fig. 2, 3) beschriebenen *V. dathei* identisch ist, läßt sich aufgrund der Deformation nicht entscheiden. Die zu den Naticiden zählende Gattung *Vanicoropsis* unterscheidet sich durch das Fehlen eines Nabels.

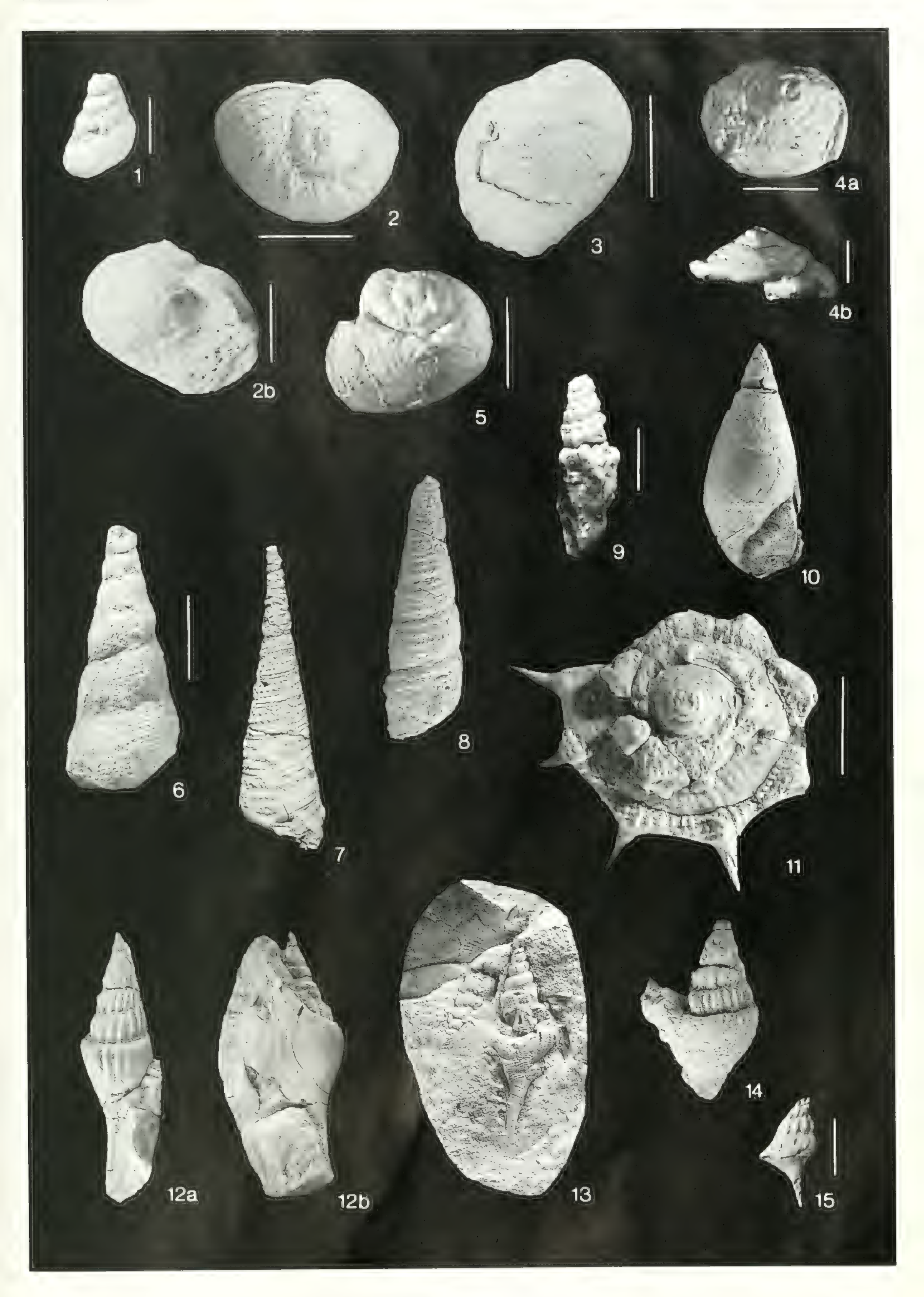
Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Untersenon; Nördliche Kalkalpen, Tschechien.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: herbivor.

Tafel 8

Fig. 1: *Margerita* sp.; Rückseite; BSP 1990 VI 840; x 2.
Fig. 2: ? *Otostoma michaillensis* (PICTET & CAMPICHE); a) Apikalseite, b) Vorderseite; BSP 1990 VI 755; x 3.
Fig. 3: gen. et sp. indet. ex fam. Neritidae; Rückseite; BSP 1990 VI 480; x 2.
Fig. 4: *Semisolarium* cf. *moniliferum* (MICHELIN); a) Apikal, b) Vorderseite; BSP1990 VI 841; x 2.
Fig. 5: *Vanicoro* sp.; Rückseite; BSP1990 VI 602; x 1,5.
Fig. 6: *Turritella* cf. *multilineata* MULLER; Rückseite; BSP 1990 VI 842; x 3.
Fig. 7: *Torquesia vibrayeana* (D'ORBIGNY); Rückseite; BSP 1990 VI 188; x 1.
Fig. 8: *Torquesia granulata* (SOWERBY); Rückseite; BSP 1990 VI 844; x 1.
Fig. 9: *Ageria costata* (SOWERBY); Rückseite; BSP 1990 VI 845; x 3.
Fig. 10: *Trajanella stoliczkai* (GEINITZ); Vorderseite; BSP 1990 VI 187; x 1.
Fig. 11: ? *Haliphoebus* sp.; Apikalseite; BSP 1990 VI 660; x 3.
Fig. 12: *Perissoptera* sp.; a) Vorderseite, b) Rückseite; BSP 1990 VI 555; x 1.
Fig. 13: *Perissoptera rahmani* KOLLMANN; Rück- und Vorderseite; BSP 1990 VI 847; x 1.
Fig. 14: *Perissoptera* cf. *parkinsoni* MANTELL; Rückseite; BSP 1990 VI 756; x 1.
Fig. 15: *Drepanocheilus* cf. *compactus* KOLLMANN; Rückseite; BSP 1990 VI 862 ; x 2.


1
2
3
4a
2b
5
4b
9
10
6
8
7
11
12a
12b
13
14
15

Überfamilie Cerithiacea FLEMING, 1822

Familie Turritellidae WOODWARD, 1851

Gattung *Turritella* LAMARCK, 1792

Turritella cf. *multilineata* MULLER, 1851
Taf. 8, Fig. 6

cf. 1851 *Turritella multilineata* n. sp. - MULLER: 29, Taf. 4, Fig. 4, 6.

Material: 1 unvollständiges Schalenexemplar.

Maße:	H	<
1990 VI 842	>37	19°

Beschreibung: Turriculates Gehäuse, dessen Basis und Apex abgebrochen sind. Die Sutur ist zwischen den schwach konvexen Windungen deutlich eingesenkt. Auf dem letzten erhaltenen Umgang sind 15 Spiralleisten zu erkennen, wobei jeweils schwächere und kräftigere wechselständig stehen.

Diskussion: Ob bei der starken Variabilität der Skulptur der Turritellidae *T. multilineata* wirklich eine eigene Art darstellt oder mit *T. quadricarinata* (GOLDFUSS) synonym ist, konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht geklärt werden.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman - Santon; Nördliche Kalkalpen, Aachen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: infaunale Strudler.

Gattung *Torquesia* DOUVILLE, 1929

Torquesia vibrayeana (D'ORBIGNY, 1842)
Taf. 8, Fig. 7

1842 *Turritella Vibrayeana* n. sp. - D'ORBIGNY: 37, Taf. 151, Fig.10-12.

v 1967 *Turritella (Haustator) alternans* ROEMER - RAHMAN: 43, Taf. 3, Fig. 19.

v 1967 *Turritella (Haustator) fastigata* n. sp. - RAHMAN: 44, Taf. 4, Fig. 10-14.

v 1970 *Turritella (Torquesia) vibrayeana* D'ORBIGNY - WOLFF: 51, Taf. 2, Fig. 10-18, Taf. 3, Fig. 1-2.

1979 *Torquesia vibrayeana* (D'ORBIGNY) - KOLLMANN: 30, Taf. 5, Fig. 46-51.

Material: 7 Exemplare, die meisten unvollständig.

Maße:	H	B	<
1990 VI 188	61	17	14°-17°

Beschreibung: Schlanke, turriculate Gehäuse deren Suturen oft kaum zu erkennen sind. Bei keinem der Exemplare ist die Mündung vollständig erhalten. Die Skulptur besteht aus einer variierenden Anzahl gekörnter Spiralleisten und der arttypischen, kräftigen von Fäden überzogenen Leiste im unteren Umgangsdrittel. Hierdurch entsteht ein leicht dachartig abgeschrägter Windungsquerschnitt.

Diskussion: Auf die starke Variabilität der Gehäuseskulptur von *T. vibrayeana* und *T. nodosa* und die daraus für die Artdiagnose entstehenden Probleme ist bereits WOLFF (1970) ausführlich eingegangen.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Turon; England, Frankreich, Belgien, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: überwiegend Sandsteinfazies.

Lebensweise: infaunale Strudler.

Torquesia granulata (SOWERBY, 1827)
Taf. 8, Fig. 8

1827 *Turritella granulata* n. sp. - SOWERBY: 125, Taf. 565, Fig. 1.

1897 *Turritella granulata* SOWERBY - SOHLE: 30, Taf. 2, Fig. 6.

1924 *Turritella granulata* SOWERBY - SCHLOSSER: 85.

1926 *Turritella granulata* SOWERBY - NOTH: 478.

? 1967 *Turritella (Haustator)* aff. *nodosa* ROEMER - RAHMAN: 47, Taf. 3, Fig. 17.

1970 *Turritella (Torquesia) nodosa* ROEMER - WOLFF: 58.

Material: 4 fast vollständige Schalenexemplare.

Maße:	H	B	lU	<
1990 VI 844	>55	(15)	23,5	15,5°-16,5°

Beschreibung: Typisch turriculate Gehäuse mit flachen - an einem Exemplar ganz schwach konvexen - Windungen, die durch linienförmige, z.T. schwach eingesenkte Suturen getrennt sind. Die an einem Exemplar vorhandene fast runde Mündung zeigt eine scharfe Außenlippe, eine konvex umgeschlagene Parietallippe und eine kräftige leistenförmige Columellarlippe.

Die für die Artdiagnose entscheidende Skulptur besteht aus 4 spiraligen Knotenreihen, wobei die oberste die kräftigste ist. Zwischen den Knotenreihen liegt noch eine Anzahl von schwachen Leisten bzw. Fäden. Vor allem auf den letzten beiden Windungen wird diese Skulptur von sinusförmigen Anwachsstreifen gekreuzt.

Diskussion: Eine ausführliche Diskussion dieser Art gibt ABBAS (1962b), wobei er jedoch nicht auf die Beziehung zu der von ROEMER (1841) aufgestellten *T. nodosa* eingeht. Diese Art unterscheidet sich nach der Beschreibung von ROEMER (1841) nicht wesentlich von *T. granulata*, die ihrerseits nach ABBAS (1962b) eine große Variabilität in der Skulptur zeigt. Die beidne Arten werden hier deshalb als synonym betrachtet.

Stratigraphie und Verbreitung: ? Oberalb - Maastricht; Kosmopolit.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: infaunale Strudler.

Familie Cerithiidae MENKE in WOOD, 1910

Gattung *Ageria* ABBAS, 1973

Ageria costata (SOWERBY, 1827)
Taf. 8, Fig. 9

1827 *Turitella costata* n. sp. - SOWERBY: 126, Taf. 565, Fig.4.

v 1970 *Turritella(?) peroni* COSSMANN - WOLFF: 61, Taf. 3, Fig. 5.

1979 *Ageria costata* (J. DE C. SOWERBY) - KOLLMANN: 12, Taf. 1, Fig. 1.

Material: 2 Bruchstücke z.T. in Schalenerhaltung.

Maße:	H	B	∢
1990 VI 845	-	-	14°

Beschreibung: Kleine schlanke, turriculate Gehäuse mit arttypischer Skulptur. Sie beginnt knapp über der Sutur mit einer Reihe kräftiger Knoten über der eine Einschnürung folgt. Den Rest der Windung nehmen 9 kräftige, leicht prosokline kurze Achsialrippen ein, die von 4 feingekörnten Längsfäden gekreuzt werden.

Diskussion: Die Skulptur ist mit der in KOLLMANN (1979) beschriebenen *A. costata* ident, nur sind die Windungen weniger konvex. ABBAS (1973) beschreibt für die von ihm als neue Art aufgestellte, sehr ähnliche *A. gaultina* ebenfalls nur schwach konvexe Windungen. Jedoch sprechen die prosoklinen Rippen und die geringe Zahl von knotigen Längsfäden für eine Zuordnung zu *A. costata*.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Cenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Überfamilie Pseudomelaniacea PCELINCEV, 1960

Familie Pseudomelaniidae FISCHER, 1885

Gattung *Trajanella* POPOVICI-HATZEGG, 1899

Trajanella stoliczkai (GEINITZ, 1875)
Taf. 8, Fig. 10

1875 *Euchrysalis Stoliczkai* n. sp. - GEINITZ: 242, Taf. 33, Fig. 2-3.
v 1967 *Trajanella stoliczkai* (GEINITZ) - RAHMAN: 38, Taf. 7, Fig. 15.
v 1970 *Trajanella laubeana* (GEINITZ) - WOLFF: 42, Taf. 2, Fig. 6.
? v 1979 *Trajanella accuminata* n. sp. - KOLLMANN: 44, Taf. 6, Fig. 72-73.

Material: 2 Schalenexemplare, davon 1 vollständiges.

Maße:	H	B	lU	<
1990 VI 187	48	19,5	24,5	37°
1990 VI 753	-	20	-	38°

Beschreibung: Großes Gehäuse mit spitzkegeliger Spira. Die flach anliegenden Windungen nehmen rasch an Höhe zu und zeigen außer schwachen Anwachslinien keine Skulptur. Die linienförmige Sutur ist nur undeutlich zu erkennen. Die mäßig hohe Mündung ist schief tropfenförmig und hat eine flach anliegende umgeschlagene Innenlippe. Hierbei ist die Columellarlippe breiter als die Parietallippe.

Diskussion: KOLLMANN (1979) stellte anhand von Material aus den Losensteiner Schichten aufgrund der geraden Innenlippe die Art *T. accuminata* auf, zu der er auch *T. laubeana* in WOLFF (1970) stellte. *T. stoliczkai*, zu der KOLLMANN auch das Material von RAHMAN (1967) rechnete, soll im Gegensatz zu *T. accuminata* eine stark konkave, weit ausgebreitete Columellarlippe besitzen. An dem Material von WOLFF und RAHMAN in der Münchner Sammlung ist diese Differentialdiagnose nicht nachzuvollziehen, da bei beiden die Innenlippe nicht vollständig ist. Jedoch zeigen die Abbildungen von *Chemnitzia stoliczkai* = *T. stoliczkai* in WEINZETTL (1910) ebenfalls eine gerade Innenlippe. Somit werden beide Arten vorerst als sysnonym betrachtet. Sollte sich die Differentialdiagnose von KOLLMANN (1979) bestätigen, ist das vorliegende Material zu *T. accuminata* KOLLMANN zu stellen.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Untersenon; Nördliche Kalkalpen, Tschechien, Sachsen.

Vorkommen: Sandsteinfazies; typisch für vollmarines Milieu.

Überfamilie Strombacea SWAINSON, 1840

Familie Xenophoridae PHILIPPI, 1853

Gattung *Haliphoebus* FISCHER, 1880

? *Haliphoebus* sp.
Taf. 8, Fig. 11

Material: 3 Schalenexemplare, davon 1 vollständiges.

Maße:	H	B	L (Stacheln)
1990 VI 660	8	17,7	3,5

Beschreibung: Sehr flache breitkegelige Gehäuse aus 4-5 sich überlappenden Umgängen, die einen weiten Nabel umschließen. Die flache Basis trägt feine Knoten. Die Oberseite ist mit 5 Knotenreihen besetzt, wobei übereinander stehende Knoten verschmelzen und so Achsialrippen bilden. An der Peripherie der letzten Windung befinden sich 9 kräftige Stacheln, die an den Innenwindungen nur noch als Knoten erhalten sind. Die ganz zur Basis verschobene Mündung ist sehr schief.

Diskussion: Gehäuse mit ähnlicher Skulptur und Mündungsform finden sich bei der Gattung *Haliphoebus*, die aber erst seit dem Eozän bekannt ist. Stratigraphisch ältere Gattungen der Xenophoridae zeigen keine so große Stacheln. Die Zuordnung zu den Xenophoridae ist mit einer gewissen Unsicherheit behaftet, da die für die Gattung typischen agglutinierten Partikel auf der Gehäuseoberfläche nicht vorhanden sind. Die aus den Nördlichen Kalkalpen schon mehrmals beschriebene Gattung *Nummocalcar* (WOLFF 1970, KOLLMANN 1982), die zu den Archaeogastropoden gestellt wird, zeigt bei sonst ähnlicher Form und Skulptur jedoch eine konvexe Basis.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: Das Gehäuse erhält durch die Stacheln eine größere Oberfläche und ist somit besser der Lebensweise auf schlickigen Böden angepasst.

Familie Aporrhaidae ADAMS, 1858

Gattung *Perissoptera* TATE, 1865

Perissoptera sp.
Taf. 8, Fig. 12a, b

1978 *Perissoptera* n. sp. - KOLLMANN: 17.

Material: 3 Exemplare, teilweise in Schalenerhaltung.

Maße:	H	B	<	H(Flügel)
1990 VI 555	54	13	28°	11,2
1990 VI 846	53,8	-	29°	-
1990 VI 482	-	10	-	12,2

Beschreibung: Große Gehäuse mit schlanker, hoher Spira und zweigeteiltem Flügel. Der untere Teil des Flügel hat einen trapezoidalen Umriß mit verlängerten gerundeten Ecken. Der obere Teil ist zu einem bis zu 16 mm langen, gekielten Stachel im spitzen Winkel zur Spira ausgezogen. Das Rostrum ist schmal und lang. Die Skulptur besteht aus kräftigen, leicht orthoklinen Achsialrippen mit eingeschalteten Varicen. Im letzten Umgangsdrittel sind die Rippen nur noch in Form einer Schulter ausgebildet. Reste einer Spiralskulptur finden sich auf den Rippen der Spira, während die letzte Windung nur noch Reste von Anwachssäumen aufweist.

Diskussion: Vorliegende Art gehört sicher in den Kreis der ursprünglich zu *P. parkinsoni* (MANTELL) gestellten Formen mit langer schlanker Spira. In Form und Skulptur ist das vorliegende Material ident mit der in WENZ (1938) abgebildeten *Aporrhais parkinsoni*. Bei dieser handelt es sich aber nach KOLLMANN (1978) nicht um *P. parkinsoni* (MANTELL) sondern um eine neue, noch nicht beschriebene Art. Hierzu gehört vermutlich auch die in REUSS (1845) beschriebene *Rostellaria megaloptera* REUSS.

Von der im Folgenden beschriebenen *P. rahmani* KOLLMANN unterscheidet sie sich durch die viel größere Gehäusehöhe und die fehlende Spiralskulptur auf dem letzten Umgang. Außerdem sind die Windungen der Spira nur schwach konvex.

Eine ausführliche Diskussion zu der notwendigen Revision der Gattung *Perissoptera* findet sich in KOLLMANN (1978). Jedoch ist zu prüfen, ob die Flügelform den von KOLLMANN ihr zugewiesenen Stellenwert besitzt, oder ob er nicht doch einer substratbedingten Variabilität unterworfen ist.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Nördliche Kalkalpen, Tschechien?.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: infaunal.

Perissoptera rahmani KOLLMANN, 1978
Taf. 8, Fig. 13

v 1897 *Lispodesthes Parkinsoni* MANTELL - SOHLE: 28, Taf. 2, Fig. 3.

v 1967 *Anchura (Perissoptera) parkinsoni* (MANTELL) - RAHMAN: 81, Taf. 5, Fig. 2.

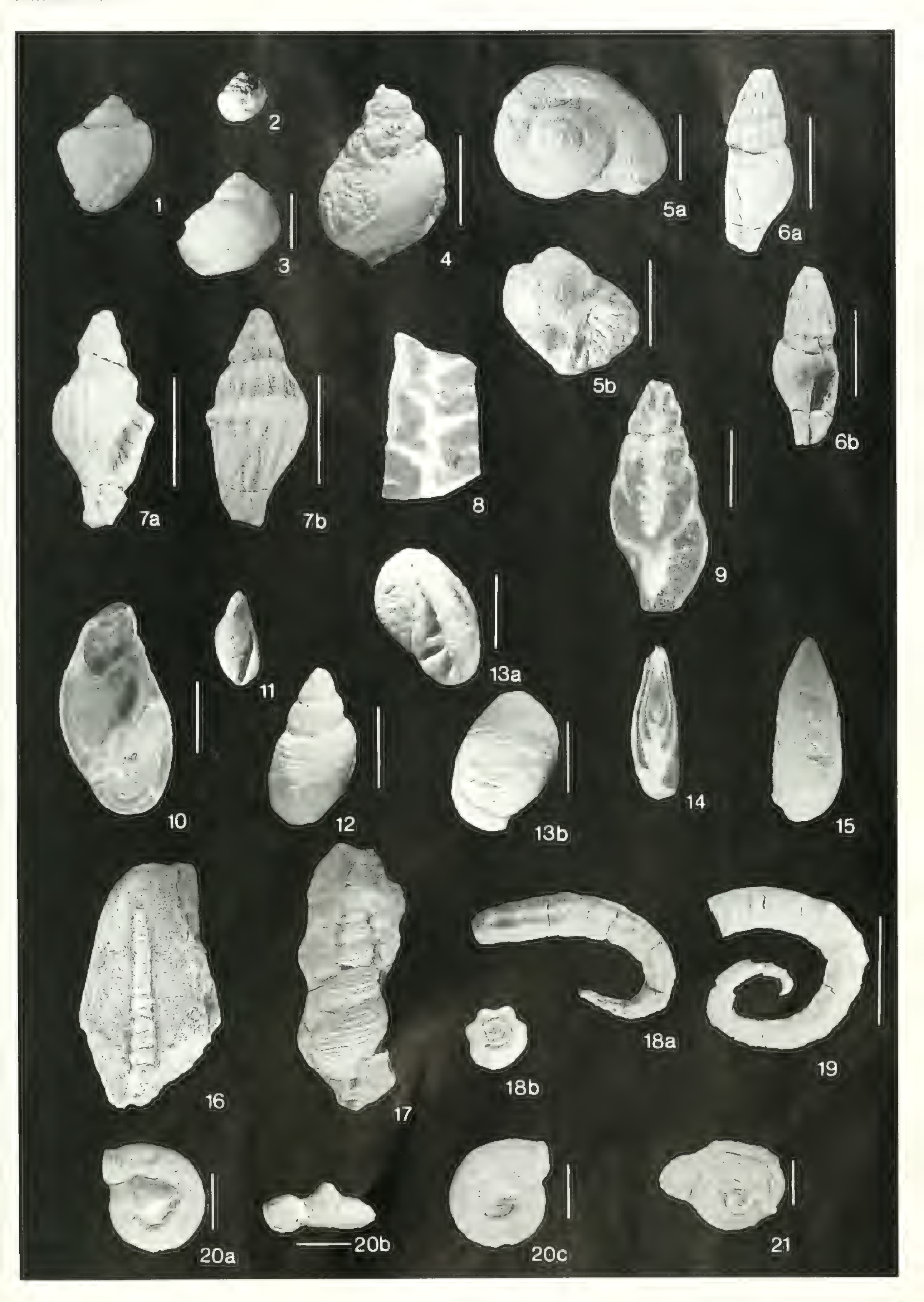
1978 *Perissoptera rahmani* n. sp. - KOLLMANN: 192.

Material: 4 Exemplare z.T. in Schalenerhaltung.

Maße:	H	B	<	H(Flügel)	H(Spira)
1990 VI 847a	40,7	-	35°	-	17
1990 VI 847b	(40)	-	30°	7,8	18

Tafel 9

Fig. 1: *Ampullina* cf. *cylindrica* WOLFF; Rückseite; BSP 1990 VI 849; x 1.
Fig. 2: ? *Lunatia lyrata* (SOWERBY); Rückseite; BSP 1990 VI 901; x 1.
Fig. 3: ? *Lunatia lyrata* (SOWERBY); Rückseite; BSP 1990 VI 901; x 2.
Fig. 4: cf. *Pictavia pungens* (SOWERBY); Rückseite; BSP 1990 VI 653; x 2.
Fig. 5: gen. et sp. indet.; a) Apikalseite, b) Vorderseite; BSP 1990 VI 191; a: x 2; b: x 1,5.
Fig. 6: ? *Vexillum roemeri* (REUSS); a) Rückseite, b) Vorderseite; BSP 1990 VI 190; x 2.
Fig. 7: *Volutilithes* sp.; a) Vorderseite, b) Rückseite; BSP 1990 VI 759; x 2.
Fig. 8: *Nerinea* (*Nerinea*) sp.; Achsialschnitt; BSP 1990 VI 850; x 1.
Fig. 9: ? *Vexillum roemeri* (REUSS); Achsialschnitt; BSP 1990 VI 567; x 3.
Fig. 10: *Tornatellaea triplicata* KOLLMANN; Achsialschnitt; BSP 1990 VI 851; x 3.
Fig. 11: *Tornatellaea* aff. *lacryma* (MICHELIN); Vorderseite; BSP 1990 VI 599; x 1.
Fig. 12: *Tornatellaea* aff. *lacryma* (MICHELIN); Rückseite; BSP 1990 VI 854; x 2.
Fig. 13: *Avellana dubia* (BRIART & CORNET); a) Vorderseite, b) Rückseite; BSP 1990 VI 558; x 2.
Fig. 14: *Actaeonella browni* SOHL & KOLLMANN; Achsialschnitt; BSP 1990 VI 857; x 1.
Fig. 15: *Actaeonella browni* SOHL & KOLLMANN; Rückseite; BSP 1990 VI 477; x 1.
Fig. 16: gen. et sp. indet.; BSP 1990 VI 189; x 1.
Fig. 17: gen. et sp. indet.; BSP 1990 VI 180; x 1.
Fig. 18: *Hepteris septemsulcata* (ROEMER); a) Dorsalansicht; b) Mündung; BSP 1990 VI 864; x 1.
Fig. 19: ? *Proliserpula* cf. *ampullacea* (SOWERBY); BSP 1990 VI 517; x 1,5.
Fig. 20: *Rotularia mammilata* GUMBEL; a) Apikalseite, b) Umbilikalseite, c) Vorderseite; BSP 1990 VI 471; x 2.
Fig. 21: *Glomerula* cf. *gordialis* (SCHLOTHEIM); BSP 1990 VI 905; x 2.


1
2
3
4
5a
5b
6a
6b
7a
7b
8
9
10
11
12
13a
13b
14
15
16
17
18a
18b
19
20a
20b
20c
21

Beschreibung: Große Gehäuse mit deutlich konvexen Spirawindungen. Der Flügel ist zweigeteilt in einen trapezoidalen Unterteil mit gerundeten Ecken und einen langen, gekielten Stachel, der durch einen breiten Sinus vom Unterteil abgetrennt ist. Das Rostrum ist mäßig lang und spitz. Die Skulptur besteht aus orthoklinen kräftigen Rippen und einer deutlichen Spiralskulptur, die sich auf den Flügel fortsetzt. Eine ausführliche Beschreibung gibt RAHMAN (1967).

Diskussion: Ob es sich bei dieser von KOLLMANN (1978) neu aufgestellten Art tatsächlich um eine eigene Art handelt, oder ob sie noch im Variationsbereich von *P. parkinsoni* (MANTELL) liegt, konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht abgeklärt werden.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittel-Obercenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: infaunal?.

Perissoptera cf. *parkinsoni* (MANTELL, 1822)
Taf. 8, Fig. 14

cf. 1822 *Rostellaria Parkinsoni* n. sp. - MANTELL: 108, Taf. 18, Fig. 1, 4, 5, 10.

cf. v 1970 *Anchura (Perissoptera) reussi* (GEINITZ) - WOLFF: 111, Taf. 5, Fig. 9.

cf. v 1970 *Anchura (Perissoptera) robinaldina* (D'ORBIGNY) - WOLFF: 114, Taf. 5, Fig. 10.

cf. 1978 *Perissoptera parkinsoni* (MANTELL) - KOLLMANN: 190, Taf. 5, Fig. 52.

Material: 1 Schalenexemplar

Maße:	H	B	<	H(Spira)	H(Flügel)
1990 VI 756	44,7	13,8	39°	22,3	10,5

Beschreibung: Gedrungen spindelförmiges und relativ dickschaliges Gehäuse mit kurzem, zur Mündung hin gebogenem Rostrum und zweigeteiltem Flügel. Der untere trapezoidale Teil trägt 4 kräftige Querrippen, während der obere, leicht beschädigte Teil aus 2-3 Stacheln besteht. Dieser pathogen anmutende Teil des Flügels ist eventuell die Folge eines starken Bewuchses mit Epöken zu Lebzeiten des Tieres. Die Skulptur der schwach konvexen, geschulterten Windungen besteht aus kräftigen Längsrippen und einer bis zur Basis reichenden Spiralskulptur.

Diskussion: Der gedrungene Wuchs, das kurze Rostrum und der gekantete letzte Umgang verweisen die Art in die Nähe von *P. parkinsoni*. Jedoch reichen die Achsialrippen der letzten Windung im Gegensatz zur Beschreibung von KOLLMANN (1978) fast bis zur Basis.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Cenoman; England, Polen, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: infaunal?.

Perissoptera sp.

Material: 1 Schalenexemplar.

Maße:	H	B	<	H(Spira)	H(Flügel)
1990 VI 741	43,3	(11)	40°	19,8	14

Beschreibung: Spindelförmiges Gehäuse mit großem Flügel, der im oberen Teil einen schmalen Sinus aufweist wodurch ein hier abgebrochener Stachel abgetrennt wird. Aufgrund des schlechten Erhaltungszustands und z.T. dichten Serpelbewuchses kann über die Feinskulptur nichts genaues ausgesagt werden.

Diskussion: Ausbildung des Flügels und die gedrungene Form lassen eine Verwandtschaft zu *P. parkinsoni* (MANTELL) vermuten. Jedoch ist der letzte Umgang nicht gekantet wie bei dieser.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies

Lebensweise: infaunal?.

Gattung *Helicaulax* GABB, 1868

? *Helicaulax* sp.

Material: 1 unvollständiger Steinkern.

Maße:	H	lU	<
1990 VI 848	20,5	14	65°

Beschreibung: Bruchstück eines gedrungenen kegelförmigen Gehäuses mit konvexen Windungen. Der letzte Umgang zeigt eine konvexe Rampe, der Rest der Windung ist von ca. 11 Spiralleisten überzogen. Rostrum und Außenlippe sind abgebrochen.

Diskussion: Die Merkmale des vorliegenden Steinkerns lassen eine Zugehörigkeit zur Gattung *Helicaulax* vermuten.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: infaunal?.

Gattung: *Drepanocheilus* MEEK, 1864

Drepanocheilus cf. *compactus* KOLLMANN, 1978
Taf. 8, Fig. 15

cf. v 1970 *Drepanocheilus (Drepanocheilus) muleti* (D'ORBIGNY) - WOLFF: 103, Taf.4, Fig. 12-18.

cf. 1978 *Drepanocheilus compactus* n. sp. - KOLLMANN: 184, Taf. 4, Fig. 36-38.

Material: 2 unvollständige Exemplare in Steinkernerhaltung.

Beschreibung: Bruchstücke aus 1,5 bzw. 3 Windungen eines kleinen Aporrhaiden-förmigen Gehäuses mit dünnem, langem Rostrum und dünnem, säbelartigem Flügelfortsatz

an der Außenlippe. Die Berippung besteht aus kräftigen, opistoklinen Achsialrippen, die auf der letzten Windung nur mehr im oberen Viertel ausgebildet sind. Darunter, in der Mitte des Umgangs, befinden sich 2 kräftige Spiralleisten. Die Basis ist von 5-7 zum Rostrum herabgezogenen Längsfäden überzogen.

Diskussion: Die kräftigen Achsialrippen und ihr Auftreten im oberen Viertel der letzten Windung stimmen mit der von KOLLMANN (1978) neu aufgestellten *D. compactus* gut überein. Jedoch erlaubt die unvollständige Erhaltung des übrigen Gehäuses keine sichere Bestimmung.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Cenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: infaunal.

Überfamilie Naticacea FORBES, 1838

Familie Naticidae FORBES, 1838

Gattung *Ampullina* LAMARCK, 1821

Ampullina cylindrica WOLFF, 1970
Taf. 9, Fig. 1

v 1967 *Lunatia* (?) sp. - RAHMAN: 85, Taf. 5, Fig. 13.

v 1970 *Ampullina (Pseudamaura) cylindrica* n. sp. - WOLFF: 131, Taf. 7, Fig. 1-2.

Material: 2 Steinkerne mit Schalenresten.

Maße:	H	B	lU
1990 VI 849	25,5	15	22,2
1990 VI 521	-	21	(24)

Beschreibung: Mäßig großes Gehäuse aus ca. 4 rasch an Höhe zunehmenden Windungen mit konkaver Rampe und tief eingesenkter Sutur. Die Rampe bildet eine scharfe Kante zur schwach bis mäßig konvexen Außenwindung. Die schief-elliptische Mündung trägt eine schwielig verdickte Parietal- und eine kräftige Columellarlippe, die einen mäßig großen Nabel frei lassen. Die Skulptur besteht ausschließlich aus stark prosoklinen Anwachsstreifen.

Diskussion: Das vorliegende Material unterscheidet sich von *A. umbilicoplicata* (KOLLMANN) und *A. requieniana* (D'ORBIGNY) durch das Fehlen einer Nabelfalte. Mit der von WOLFF (1970) neu aufgestellten *A. cylindrica* ist der Bau der Mündung ident. Jedoch zeigt ein Exemplar eine etwas konvexere Windungsform, was aber noch im Bereich der Artvariabilität liegen dürfte. Das von RAHMAN (1967) als *Lunatia* sp. beschriebene Material ist in Bau und Form der Mündung mit den hier beschriebenen Exemplaren ident und unterscheidet sich lediglich durch eine kleinere Gehäusehöhe.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Cenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: semiinfaunal.

Gattung *Lunatia* GRAY, 1847

? *Lunatia lyrata* (SOWERBY, 1831)
Taf. 9, Fig. 2, 3

1831 *Natica lyrata* - SOWERBY in SEDGWICK & MURCHISON: 418, Taf. 38, Fig. 11.

v 1924 *Natica* cfr. *lyrata* SOWERBY - SCHLOSSER: 85.

v 1967 *Lunatia lyrata* (SOWERBY) - RAHMAN: 83, Taf. 5, Fig. 12.

p.v 1970 *Ampullina lyrata* (SOWERBY) - SCHENK: 130, Taf. 3, Fig. 13.

v 1970 *Ampullina lyrata* (SOWERBY) - WOLFF: 125.

Material: 25 meist verdrückte Steinkerne mit Schalenresten.

Maße:	H	B	lU	<
	10-14	8-10	>0,75 H	>90°

Beschreibung: Kleine, im unverdrückten Zustand fast kugelrunde Gehäuse aus 4-5 Windungen, die rasch an Höhe zunehmen. An die leicht eingesenkte Sutur der deutlich konvexen Windungen schließt sich eine sehr schmale Rampe an. Die Außenlippe der halbmondförmigen Mündung ist scharf, bei einigen Exemplaren auch leicht nach außen gebogen. Die Basallippe ist etwas verdickt, die Columellarlippe - soweit präparierbar - gerade, die Parietallippe ebenfalls verdickt und etwas ausgeweitet. Der Nabel ist eng und nur wenig eingetieft. Die Skulptur besteht ausschließlich aus feinen Anwachsstreifen.

Diskussion: Das vorliegende Material gehört zu einer Gruppe naticider Formen, die in der Vergangenheit verschiedenen Gattungen innerhalb der Naticidae zugeordnet wurde. Aufgrund des Apikalwinkels, dem Verhältnis von lU/H = 0,75 und der nur wenig ausgeprägten Rampe erscheint eine Zuordnung zur Gattung *Lunatia* am wahrscheinlichsten. Eine endgültige Zuordnung muß aber einer Revision der Naticiden vorbehalten bleiben.

Stratigraphie und Verbreitung: Alb - Campan; Frankreich, Indien, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Lebensweise: semiinfaunal, carnivor, oft nesterweise angereichert. Im Widerspruch zur Dominanz dieser Art in der Mergelfazies steht der dortige Mangel an angebohrten Molluskenschalen.

Gattung *Pictavia* COSSMANN, 1925

cf. *Pictavia pungens* (SOWERBY, 1836)
Taf. 9, Fig. 4

cf. 1836 *Littorina pungens* n. sp. - SOWERBY in FITTON: 241, Taf. 18, Fig. 5.

cf. 1967 *Natica pungens* SOWERBY - RAHMAN: 86.

cf. 1970 *Ampullina pungens* (SOWERBY) - WOLFF: 126, Taf. 6, Fig. 10.

cf. 1978 *Pictavia pungens* (SOWERBY) - KOLLMANN: 175, Taf. 1, Fig. 8-10.

Material: 1 unvollständiger Steinkern mit Schalenresten.

Maße:	H	B	lU	<
1990 VI 653	(18)	12,5	13,9	47°

Beschreibung: Spitzkegelförmiges, mittelgroßes Gehäuse mit relativ hoher Spira und verdecktem Nabel. Die dickschaligen, skulpturlosen Windungen sind deutlich konvex. Die Mündung einschließlich der Lippen ist nicht erhalten.

Diskussion: Die fehlende Mündung läßt eine sichere Gattungszuordnung nicht zu. In der Wuchsform ist das Stück sehr ähnlich der Art *P. pungens* (Sowerby) in Kollmann (1978). Allerdings besitzt diese eine dünnere Schale und eine geringere Gehäusehöhe.

Stratigraphie und Verbreitung: Oberalb - Cenoman; Frankreich, Belgien, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

gen. et sp. indet.
Taf. 9, Fig. 5a, b

Material: 2 Schalenexemplare.

Maße:	H	B	lU
1990 VI 191	17,2	18,9	19

Beschreibung: Mäßig großes, dickschaliges Gehäuse aus 3 Windungen, die rasch an Höhe zunehmen und eine schwach konvexe Rampe aufweisen. Die Sutur ist eingesenkt. Die umgekehrt schief-tropfenförmige Mündung hat eine glatte scharfkantige Außen- und Columellarlippe. Die lappenförmig weit ausgebreitete Parietallippe ist an der Basis festgewachsen. Die Skulptur besteht aus feinen prosoklinen Anwachsstreifen.

Diskussion: Die vorliegende Form entspricht in der Ausbildung der Innenlippe der von Wolff (1970) beschriebenen Art *Euspira rhodani* (Pictet & Roux), besitzt aber einen anderen Mündungsumriß. Nach Wenz (1938) sollte die Gattung *Euspira* allerdings erst ab dem Eozän auftreten. Ähnlich weitausladende Parietallippen zeigt die Gattung *Ampullina*, jedoch ist deren Rampe stets durch eine scharfe Kante begrenzt.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Ordnung Neogastropoda Wenz, 1938

Uberfamilie Volutacea

Familie ?Mitridae

Gattung *Vexillum* Roding, 1798

? *Vexillum roemeri* (Reuss, 1845)
Taf. 9, Fig. 6a, b, 9

1845 *Pleurotoma Roemeri* n. sp. - Reuss: 43, Taf. 9, Fig. 10 a, b, d, (non c).

non 1967 *Volutilithes (Palaeopsephaea) roemeri* (Reuss) - Rahman: 89, Taf. 3, Fig. 21.

Material: 2 Exemplare, davon eines in Schalenerhaltung.

Maße:	H	B	lU	<	Rippen	H Mündung
1990 VI 567	(16,3)	5	9,7	25°	13	6,6
1990 VI 190	(18,5)	4,9	12,9	27,5°	13	9,4

Beschreibung: Mittelgroße schlanke, spindelförmige Gehäuse mit kräftiger orthokliner Axialberippung, die von einer Schar feiner Spiralleisten gekreuzt wird. Die Rippen der letzten Windung, die stark gelängt ist, verlieren sich allmählich an der Basis. Die Mündung ist schmal und lang, infolge der fast flachen Windung mit gerader Außenlippe versehen. Eine Innenlippe ist nicht erkennbar. Der Innenrand der Mündung ist leicht konkav. Im Längsschnitt sind drei deutliche Columellarfalten zu erkennen, die aber in der Mündung nicht mehr sichtbar sind.

Diskussion: Formen dieser Art wurden früher allgemein zu der Sammelgattung *Volutilithes* gestellt, wobei aber schon Holzapfel (1888) auf das Problem der Abgrenzung zu den *Mitridae* hinwies. Da jedoch nach Wenz (1938) die Gattung *Volutilithes* eine oben gewinkelte Mündung hat, wird vorliegendes Material unter Vorbehalt zur Gattung *Vexillum* gestellt. Die für diese Gattung ansonsten noch diagnostischen glatten Embryonalwindungen sind nicht erhalten.

Reuss (1845) bildete unter der Bezeichnung *Pleurotoma Roemeri* auf Taf. 9, Fig. 10 a-d vier Gehäuse mit schmaler Mündung ohne gewinkelte Oberkante ab, wobei Fig. 10c aufgrund der gedrungenen Form eventuell eine andere Art darstellt. Im zweiten Teil seiner Arbeit 1846 stellte Reuss die neubeschriebene Art zur Gattung *Fasciolaria* und gab nochmals eine Abbildung (Taf. 14, Fig. 17). Anhand dieser Abbildung ist jedoch nicht zweifelsfrei zu entscheiden, ob es sich um die gleiche Art handelt. Das hier untersuchte Material entspricht den Abbildungen Taf. 9, Fig. 10 a, b, d.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Tschechien, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergel- und Sandsteinfazies.

Gattung *Volutilithes* Swainson, 1829

Volutilithes sp.
Taf. 9, Fig. 7a, b

Material: 1 Exemplar in Schalenerhaltung.

Maße:	H	B	lU	<	Rippen	H Mündung
1990 VI 759	22,8	9,4	17	45°	16	14

Beschreibung: Mittelgroßes, bauchiges und spindelförmiges Gehäuse mit kräftigen leicht opistoklinen Achsialrippen, die von einer Schar Spiralleisten gekreuzt werden. Die Windungen haben eine deutliche, nach außen geneigte Rampe. An deren Kante bilden die Rippen jeweils einen kräftigen Knoten. Die schmale, länglich ausgezogene Mündung zeigt infolge der flachen Umgänge einen geraden Außenrand und einen konkaven Innenrand.

Diskussion: Die deutliche Rampe und die am Oberrand gewinkelte Mündung verweisen auf die Sammelgattung *Volutilithes*.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Überfamilie Muricacea

? *Murex pleurotomoides* MULLER, 1851

? 1851 *Murex pleurotomoides* n. sp. - MULLER: 24, Taf. 3, Fig. 1.

Material: 1 Steinkern mit Schalenresten.

Maße:	H	B	<
1990 VI 760	11,3	5,7	56°

Beschreibung: Kleines, gedrungenes und spindelförmiges Gehäuse mit 11 Axialrippen auf der letzten Windung, die von 8 kräftigen Spiralleisten gekreuzt werden. Der Kanal ist abgebrochen.

Diskussion: Das Gehäuse ähnelt stark der in HOLZAPFEL (1888, Taf. 8, Fig. 7-9) abgebildeten *Pseudorapa pleurotomoides* MULLER. Die dortige Gattungszuordnung ist aber zweifelhaft (siehe dazu WENZ 1941). Ähnliche Formen treten auch in der Uberfamilie *Buccinacea* auf.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Unterklasse Opisthobranchia MILNE-EDWARDS, 1848

Ordnung Entomotaeniata

Überfamilie Nerineacea

Familie Nerineidae ZITTEL, 1873

Gattung *Nerinea* DEFRANCE, 1825

Nerinea (Nerinea) sp.
Taf. 9, Fig. 8

Material: 2 Bruchstücke in Schalenerhaltung, aus 2,5 bzw. 3,5 Umgängen.

Maße:	H	B	<
1990 VI 850	-	(19,5)	(13°)

Beschreibung: Bruchstücke von großen, bis auf sehr feine Längsfäden skulpturlosen Gehäusen, deren Windungen leicht konkav sind. Die Sutur ist etwas erhaben. Der Internfaltenbau des hohen rechteckigen Windungsquerschnittes ist aus der Abbildung Taf. 9, Fig. 8 ersichtlich.

Diskussion: Der Faltenbau weist das Material zweifelsfrei der Untergattung *Nerinea* s. str. zu. Einen ähnlichen Faltenbau zeigt nur noch *Diozoptyxis*, die aber eine Parietal-Columellarfalte anstelle der Parietalfalte besitzt.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen. Der bevorzugte Faziesbereich der Nerineen der Kreide ist die koralligene Karbonatfazies.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Ordnung Cephalaspidea

Überfamilie Acteonacea D'ORBIGNY, 1842

Familie Acteonidae D'ORBIGNY, 1842

Gattung *Tornatellaea* CONRAD, 1860

Tornatellaea triplicata KOLLMANN, 1976
Taf. 9, Fig. 10

1976 *Tornatellaea triplicata* n. sp. - KOLLMANN: 184, Taf. 5, Fig. 44-49.

Material: 4 Schalenexemplare.

Maße:	H	B	lU	<
1990 VI 853	15,2	7	-	39°
1990 VI 851	-	7	10,7	37,5°
1990 VI 852	-	8	12,7	-

Beschreibung: Kleine bis mittelgroße, eikegelförmige Gehäuse mit regelmäßiger Spiralberippung und einer umgekehrt tropfenförmigen Mündung. Die Columellarlippe trägt 3 deutliche Falten. Von diesen ist die mittlere die kleinste, während die untere durch eine tiefe Furche zweigeteilt ist.

Diskussion: Die von KOLLMANN (1976) neu beschriebene *T. triplicata* stimmt im Bau der Columellarfalten genau mit dem hier vorliegenden Material überein. Lediglich für den Apikalwinkel gibt KOLLMANN etwas größere Werte an. Die ansonsten sehr ähnliche *T. affinis* (SOWERBY) unterscheidet sich dadurch, daß die unterste Columellarfalte keine oder nur eine schwache Furche trägt. Ausführliche Beschreibung und Differentialdiagnose siehe in KOLLMANN (1976).

Stratigraphie und Verbreitung: Mittleres Alb - Obercenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Tornatellaea aff. *lacryma* (MICHELIN, 1834)
Taf. 9, Fig. 11, 12

aff. 1834 *Tornatella lacryma* - MICHELIN: Taf. 33, Notiz 33.
aff. v 1967 *Ringinella lacryma* (MICHELIN) - RAHMAN: 102, Taf. 4, Fig. 7.
aff. v 1967 *Ringinella clementia* D'ORBIGNY - RAHMAN: 101, Taf. 4, Fig. 6.
aff. v 1970 *Ringinella lacryma* (MICHELIN) - WOLFF: 149, Taf. 7, Fig. 9-15.

Material: 2 Schalenexemplare.

Maße:	H	B	lU	<
1990 VI 599	20,1	9	14,9	37°
1990 VI 854	16	7,3	12,3	51°

Beschreibung: Spitzkegelige, z.T. leicht bauchige Gehäuse mit eingesenkter Sutur und schwach konvexen Win-

dungen. Die Oberkante der letzten Windung ist vor der Mündung etwas nach oben gebogen. Die schmale Mündung ist adapikal spitz ausgezogen und hat an der Basis einen schwachen Ausguß angedeutet. Die Außenlippe ist auf der Innenseite etwas verdickt, jedoch ohne Zähne. Die kurze wulstige Columellarlippe trägt 2 kräftige Falten, von denen die untere durch eine Furche zweigeteilt ist. Die Skulptur auf der letzten Windung besteht aus 20 Spiralleisten.

Diskussion: Das vorliegende Material hat am meisten Ähnlichkeit mit *T. lacryma* (MICHELIN) bzw. der nach WOLFF (1970) synonymen *T. clementia* (D'ORBIGNY). Es unterscheidet sich jedoch geringfügig von dieser durch die größere Gehäusehöhe und die kaum verdickte Außenlippe.

Zum Problem der Abgrenzung der Gattungen *Tornatellaea* und *Ringinella* siehe KOLLMANN (1976), wobei jedoch, wie das hier untersuchte Material zeigt, auch bei *Tornatellaea* ein schwacher Ausguß ausgebildet sein kann.

Stratigraphie und Verbreitung: Apt - Cenoman; England, Frankreich, Kaukasus, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Familie Ringiculidae MEEK, 1863

Gattung *Avellana* D'ORBIGNY, 1842

Avellana dubia (BRIART & CORNET, 1865)

Taf. 9, Fig. 13a, b

1865 *Cinulia dubia* n. sp. - BRIART & CORNET: 41, Taf. 3, Fig. 30-33.
p. 1897 *Cinulia cfr. incrassata* SOWERBY - SOHLE: 26, Taf. 1, Fig. 5.
? 1924 *Cinulia incrassata* SOWERBY - SCHLOSSER: 85.
? 1931 *Cinulia incrassata* SOWERBY - KOCKEL et al.: 95.
v 1967 *Avellana dubia* (BRIART & CORNET) - RAHMAN: 104, Taf. 4, Fig. 8-9.
?v 1970 *Avellana incrassata* SOWERBY - WOLFF: 146, Taf. 7, Fig. 8.
? 1976 *Avellana intermedia* n. sp. - KOLLMANN: 191, Taf. 7, Fig. 63-66.
v 1980 *Avellana intermedia* KOLLMANN - STEINBERG: 93, Taf. 14, Fig. 2.

Material: 4 z.T. verdrückte Exemplare.

Maße:	H	B	lU
1990 VI 856	11	7,8	10,1
1990 VI 855	14,6	10,2	12,8

Beschreibung: Kleine kugelige bis eiförmige Gehäuse, deren Spira die letzte Windung kaum überragt. Die Windungen sind von jeweils ca. 20 Spiralleisten überzogen, die von feinen Anwachsstreifen gekreuzt werden und somit ein Kästchenmuster erzeugen. Die schief tropfenförmige Mündung ist von schwieligen Lippen umgeben, die zwischen Parietal- und Außenlippe einen dünnen Ausguß freilassen. Die auf der Innenseite gezähnte Außenlippe weist kräftige Anwachsstreifen auf. Die Basallippe ist seicht ausgeschnitten. Die Columellarlippe trägt eine kräftige bis zur Mündung reichende Falte, während von den beiden Parietalfalten nur die untere bis zur Parietallippe reicht.

Diskussion: Die hier vorliegenden Exemplare stimmen mit dem von RAHMAN (1967) als *A. dubia* (BRIART & CORNET) bestimmten Material gut überein. KOLLMANN (1976) vertrat die Meinung, *A. dubia* sei mit *A. incrassata* (SOWERBY) synonym und bei *A. dubia* in RAHMAN (1967) handle es sich um eine andere Art. Zu der eventuellen Synonymie von *A. dubia* und *A. incrassata* sei hier nur angemerkt, daß die Spira bei *A. incrassata* in der Originalabbildung mindestens 1/3 der Gehäusehöhe beträgt, bei dem Material von RAHMAN aber diese die letzte Windung nicht mehr als 1-2 mm überragt. Die von KOLLMANN (1976) für die Artdiagnose sehr hoch bewertete Lage der Columellarfalte und Form der Mündung zeigt jedoch am Belegmaterial (ca. 25 Exemplare) von RAHMAN eine sehr große Variabilität, die auch die von KOLLMANN (1976) neu beschriebene *A. intermedia* umfaßt. Die ebenfalls oft als diagnostisch angesehene Anzahl der Spiralleisten auf der letzten Windung ist stark von der Gehäusehöhe abhängig.

Vorbehaltlich der Annahme, daß *A. incrassata* (SOWERBY) und *A. dubia* (BRIART & CORNET) nicht synonym sind, werden in dieser Arbeit die Formen ohne erhabene Spira einschließlich *A. intermedia* (KOLLMANN) zu *A. dubia* (BRIART & CORNET) gestellt.

Stratigraphie und Verbreitung: ? Apt - Cenoman; England, Frankreich, Ungarn, Sachsen, Tschechien, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies.

Familie Actaeonellidae PCELINCEV, 1954

Gattung *Actaeonella* D'ORBIGNY, 1842

Actaeonella browni SOHL & KOLLMANN, 1985

Taf. 9, Fig. 14, 15

1985 *Acteonella browni* n. sp. - SOHL & KOLLMANN: 67, Taf. 18, Fig. 1-8.

Material: 10 Exemplare in Schalenerhaltung.

Maße:	H	B	lU
1990 VI 477	38,2	14,3	38,2

Beschreibung: Mittelgroße bis große, schlanke und bis auf feine Anwachsstreifen skulpturlose Gehäuse in Form einer an der Basis abgeflachten Spindel. Der größte Gehäusedurchmesser ist im unteren Drittel. Der obere Abschnitt ist bei einigen Exemplaren leicht konkav. Die Windungen umfassen die vorherigen jeweils vollständig. Die dicke Columella hat 3 gleichgroße Falten.

Diskussion: Actaeonellen dieses Formenkreises wurden bisher meist zu *A. laevis* (SOWERBY) gestellt. Das hier vorliegende Material wurde dankenswerterweise von Herrn KOLLMANN (Wien) bestimmt. Aufgrund der dicken Columella, der schmalen Basis, des niedrigen Abschnittes unterhalb der Falten und der fehlenden Einschnürung zwischen Parietalabschnitt und Columella stellte er es zu *A. browni*.

Stratigraphie und Verbreitung: ?Oberes Alb - Cenoman; Guatemala, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies; z.T. nesterweise angereichert.

Lebensweise: infaunal.

Gattung *Trochactaeon* Meek, 1863

Trochactaeon sp.

Material: 1 Bruchstück in Schalenerhaltung (1990 VI 861).

Beschreibung: Bruchstück eines stark verdrückten, ursprünglich ovalen bis zylindrischen dickschaligen Gehäuses, dessen Basis abgebrochen ist. Der letzte Umgang umhüllt fast die ganze Spira. Die Schale ist bis auf feine Anwachsstreifen skulpturlos.

Diskussion: Der Erhaltungszustand läßt zwar noch eindeutig die Zugehörigkeit zur Gattung *Trochactaeon* erkennen, eine genauere Bestimmung ist jedoch nicht mehr möglich.

Stratigraphie und Verbreitung: Die Gattung *Trochactaeon* ist ab der oberen Unterkreide im gesamten Tethysraum weit verbreitet.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

Lebensweise: epifaunal.

Folgende zwei Arten konnten systematisch nicht eindeutig eingeordnet werden:

gen. et sp. indet.
Taf. 9, Fig. 16

Material: 1 Schalenexemplar.

Maße:	H	B	lU	<
1990 VI 189	45	14	15	26°

Beschreibung: Turriformes Gehäuse aus 7 stark konvexen Windungen mit rinnenartig eingesenkter Sutur. Das Rostrum an der Basis ist abgebrochen. Die Skulptur besteht aus Spiralleisten (19 auf dem letzten Umgang), wobei je eine stärkere und eine schwächere wechselständig stehen.

Diskussion: Ein vergleichbares Gehäuse mit deutlichem Siphonalrostrum konnte in der Literatur nicht gefunden werden. Eine Ähnlichkeit besteht mit der Gattung *Spirocyclus* aus der Familie der Streptacididae (Wenz 1938: 401), deren stratigraphische Reichweite nur bis in das Kimmeridge bekannt ist.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittel - Cenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies.

gen. et sp. indet.
Taf. 9, Fig. 17

Material: 1 unvollständiges Schalenexemplar.

Maße:	H	B	<
1990 VI 180	(41)	(5,8)	6°

Beschreibung: Schlankes stabförmiges Gehäuse mit 13 erhaltenen konvexen Windungen, die durch tiefe Nähte voneinander getrennt sind. Dadurch ergibt sich ein perlschnurartiges Aussehen. Der Windungsquerschnitt ist spitzelliptisch nach unten ausgezogen. Die Windungen selbst überlappen sich etwa zu 1/4. Die Skulptur besteht aus 3 Spiralleisten.

Diskussion: Infolge der abgebrochenen Mündung ist keine eindeutige Zuordnung möglich. Sicher auszuschließen ist eine Zugehörigkeit sehr ähnlichen Gattung *Aptyxiella*, da im angefertigten Achsialanschliff keine Falten im Gehäuse festzustellen sind. Morphologisch verwandte Formen finden sich noch unter den Gattungen *Procerithium* und *Turritella*, wobei letztere aber meist einen größeren Apikalwinkel aufweist.

Stratigraphie und Verbreitung: Mittelcenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Sandsteinfazies. Das Gehäuse gibt eindeutige Hinweise auf eine postmortale Umlagerung, da sich die Sedimentverfüllung des Gehäuses deutlich vom umgebenden Sediment unterscheidet.

Stamm Annelida

Klasse Polychaeta Grube, 1850

Ordnung Sedentaria Lamarck, 1818

Familie Serpulidae Savigny, 1818

Gattung *Hepteris* Regenhardt, 1961

Hepteris septemsulcata (Roemer, 1841)
Taf. 9, Fig. 18a, b

1841 *Serpula septemsulcata* n. sp. - Roemer: 101.
? 1924 *Serpula cincta* Sowerby - Schlosser: 87.

Material: 4 Exemplare

Maße:	L	max.	Mündung
1990 VI 864	48	5,5	4
1990 VI 391	(41)	8	5,2

Beschreibung: Die dickwandigen, mit 7 kräftigen gerundeten Leisten versehenen Röhren sind im Anfangsdrittel hakenförmig gekrümmt, während die vorderen zwei Drittel der Röhre gerade gestreckt sind. Die Leisten treten vor der Mündung zurück, so daß die glatte Mündung etwas verjüngt ist.

Diskussion: Von den siebenkantigen Arten der Gattung *Sclerostyla* unterscheidet sich *Hepteris* durch das Fehlen einer Anheftstelle und den radialsymmetrischen Röhrenquerschnitt.

Stratigraphie und Verbreitung: Oberes Mittelcenoman - Unterturon; Norddeutschland, Tschechien, Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Mergelfazies; LOMMERZHEIM (1979) stellte diese Art in den höheren Bereich des Neritikums mit mäßiger bis schwacher Wasserbewegung. Sie fehlt immer im Litoral und direktem Sublitoral. JAGER (1983) stellte die nahe verwandten Gattungen *Pentaditrupa* und *Tetraserpula* in den Bereich des Tiefwassers. Nach REGENHARDT (1961) war *H. septemsulcata* vermutlich chitinig festgeheftet, da die Wanddicke und die Gehäuseform gegen eine Liege- oder Steckform sprechen.

Gattung *Proliserpula* REGENHARDT, 1961

? *Proliserpula* cf. *ampullacea* (SOWERBY, 1829)
Taf. 9, Fig. 19

cf. 1829 *Serpula ampullacea* n. sp. - SOWERBY: 199, Taf. 597, Fig. 1-5.
1924 *Serpula ampullacea* SOWERBY - SCHLOSSER: 87.

Material: 3 Exemplare.

Maße:	L	max.
1990 VI 517	65	6,2

Beschreibung: Die dickwandigen Röhren bilden eine offene Spirale und haben als Skulptur nur unregelmäßige Anwachsringe, die bei zwei Exemplaren zu Peristomen (Proles oscitans) verdickt sind. Bei dem vollständigen Exemplar sind im Anfangsviertel 4 undeutliche unterbrochene Leisten ausgebildet, die eventuell als Anwachsstelle gedeutet werden können.

Aufgrund der schwachen Ausbildung der Peristome ist die Zuordnung zur Gattung *Proliserpula* etwas unsicher.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; kosmopolitisch.

Vorkommen: Mergelfazies.

Gattung *Rotularia* DEFRANCE, 1827

Rotularia mammilata GUMBEL, 1861
Taf. 9, Fig. 20a-c

1861 *Rotularia mammilata* n. sp. - GUMBEL: 575.
1924 *Serpula rotula* - SCHLOSSER: 87.

Material: ca. 30 Exemplare.

Maße:	(Gehäusespirale)	(Röhre)
1990 VI 471	13,5	4,5

Beschreibung: Flache, diskoidal aufgerollte Röhren mit trochospiralen Innenwindungen und einer mehr oder weniger deutlich ausgebildeten Leiste auf den Windungsnähten, die auf der Trochospiralseite deutlicher ausgebildet ist. Der jüngste Teil der Röhre kann frei abstehen. Die Skulptur besteht aus deutlichen konzentrischen Anwachsstreifen.

Diskussion: Diese Art wurde von GÜMBEL (1861) anhand von Material aus der Umgebung der Regauer Alm neu aufgestellt. Die sehr ähnliche *Rotularia (Praerotularia) damesi* (NOETLING) hat anstelle des trochospiralen Anfangsteiles ein Loch in der Mitte. Die meist zitierte *Rotularia rotula* (SOWERBY) zeigt keine konzentrischen Anwachsstreifen und hat keinen trochospiralen Anfangsteil.

Stratigraphie und Verbreitung: Cenoman; Nördliche Kalkalpen.

Vorkommen: Ausschließlich in der Sandsteinfazies.

Gattung *Glomerula* NIELSEN, 1931

Glomerula cf. *gordialis* (SCHLOTHEIM, 1820)
Taf. 9, Fig. 21

1820 *Serpulites gordialis* n. sp. - SCHLOTHEIM: 96.

Material: 3 Exemplare.

Beschreibung: Dünne, bis 0,8 mm im Querschnitt messende skulpturlose Röhren, die in wirren Schlingen als Epöken auf anderen Serpuliden festgeheftet sind.

Diskussion: Bestimmungen aus dieser Gruppe merkmalsarmer, kleinwüchsiger Serpuliden sind immer mit einer gewissen Unsicherheit behaftet. Zu dieser Gruppe gehören wahrscheinlich auch die schlecht erhaltenen und daher kaum bestimmbaren Serpuliden auf bzw. in einigen der beschriebenen Bivalvenschalen.

Stratigraphie und Verbreitung: Kreide, kosmopolitisch.

Vorkommen: Mergel- und Sandsteinfazies.

3. ÖKOLOGIE UND FAZIESINTERPRETATION

3.1 BISHERIGE DEUTUNGEN DER BIOFAZIES DER BRANDERFLECKSCHICHTEN

Die heute unter dem Begriff Branderfleckschichten erfassten cenomanen Gesteine der Nördlichen Kalkalpen erfuhren im Laufe Ihrer Bearbeitung unterschiedliche fazielle Interpretationen, insbesondere hinsichtlich ihrer Bathymetrie und der Frage der Autochthonie ihrer Makrofauna.

SÖHLE (1897), der als erster eine Cenomanfauna der Nördliche Kalkalpen genauer bearbeitete, äußerte sich widersprüchlich über das Ablagerungsmilieu der Fauna. Einerseits spricht er die fossilreichen Mergel als Ablagerungen in Meeresbuchten an, die vor der Brandung durch heute als Breccien vorliegende Barrieren geschützt waren. Andererseits vertritt er dann in seinem Nachtrag die Meinung, daß die Mergel „wahrscheinlich mehr pelagisch" sind, während

er die Breccien und Konglomerate für litorale Bildungen hält. Als Begründung führt er beide Male die Faunenzusammensetzung an.

SCHLOSSER (1909) hielt die Sedimente des Randcenomans und die Orbitolinenmergel für Ablagerungen „relativ beträchtlicher Meerestiefe", ohne dafür eine nähere Begründung zu geben. In den grauen Kalksandsteinen bzw. dem Exogyrenkalk sah er litorale Bildungen mit einer großen Ähnlicheit zur Regensburger Kreide.

Aufgrund lithologischer Untersuchungen interpretierte ZEIL (1955) die Pelite (Mergel) als küstennahe neritische bis hemipelagische Sedimente.

In seiner Bearbeitung der cenomanen Gastropodenfauna der Hölzelsau vertrat RAHMAN (1967) aufgrund der Faunenzusammensetzung, fehlender Einregelung der Fossilien, des Epökenbewuchses und ernährungsphysiologischer Gründe die Meinung, daß die Sedimente dem Litoralbereich einer „ziemlich abgeschlossenen Meeresbucht mit ungleichmäßigen Sedimentationszyklen und verschieden starker Wasserbewegung" angehören. Jedoch faßt er hierbei den Begriff Litoralbereich ungewöhnlich weit, da er an anderer Stelle von Wassertiefen bis 70 m spricht.

Die den Mergeln der Fahrenbergmulde homologe zentrale Mergelzone der Regau stellte WOLFF (1968) aufgrund des Fehlens von Gastropoden und Einzelkorallen, sowie der Dominanz zartschaliger Bivalven und des Plankton/Benthos-Verhältnis in das tiefere Sublitoral (>50 m). Das Auftreten von Orbitolinen war seiner Meinung nach von geringeren Sedimentationsraten abhängig.

In seiner Bearbeitung der Gastropodenfauna der bio- und lithofaziell analogen Albmergel des Tennboden kam WOLFF (1970) zu einer etwas differenzierteren Auffassung über deren Biofazies. Er schied drei Biofaziestypen aus, die er zwischen dem oberen Circalitoral (Fazies 1) und dem höheren Infralitoral (Fazies 3) ansiedelte. Die Fazies 3 zeigt eine dem hier bearbeiteten Material entsprechende Lamellibranchiaten/Gastropoden/Anthozoen-Vergesellschaftung.

GAUPP (1982), der die Branderfleckschichten erstmals ausführlich als synorogene flyschoide Bildungen interpretierte, stellte die basale Serie und den unteren Mergelabschnitt, in dessen Bereich auch die Ablagerungen der Fahrenbergmulde zu stellen sind, noch in das flachmarine Milieu. Jedoch spricht er ausdrücklich davon, daß das Einvernehmen über den Flachwassercharakter differenziert werden muß. Eindeutige Seichtwasserbedingungen können nur für die über der Transgressionsfläche liegende basale Serie angenommen werden. Die Wassertiefenangaben von RAHMAN (1967) und WOLFF (1970) übernimmt er nur mit Vorbehalt, da die Autochthonie der beschriebenen Faunen nicht gesichert sei.

In seiner ausführlichen Bearbeitung der Branderfleckschichten des Ammergebirges stellt ROCHOW (1983) die dortige untercenomane Abfolge aufgrund des niedrigen Plankton/Benthos-Verhältnises und der Makrofauna, deren Autochthonie er nicht bezweifelte, in das flache Sublitoral. Die auf eine flyschoide Einschaltung im Mittelcenoman folgenden mächtigen, monotonen Mergel des Obercenomans hielt er aufgrund des zunehmenden Planktongehalts und des Mangels an Makrofossilien für pelagische Beckensedimente.

WEIDICH (1982, 1984) geht ebenfalls von einem flachmarinen (<50m, bzw. innerer bis mittlerer Schelf) Bildungsmilieu aus, sowohl für die Sandsteine, wie auch die Mergel. Er begründet dies mit den typischen Flachwasserfaunen der Orbitolinensandsteine, dem niedrigen Plankton/Benthos-Verhältnis und dem transgressiven Verband der basalen Breccien und Konglomerate mit dem Liegenden. Jedoch schränkt auch er seine Aussage ein, da die Autochthonie der Makrofauna in den Mergeln nicht gesichert sei.

Wie sich aus obiger Darstellung ergibt, war die Deutung der Konglomerate und Breccien als litoral-flachmarine Bildungen von Anfang an kaum umstritten. Erst GAUPP (1982) schränkte diese generelle Deutung ein und beschränkte sie auf die transgressive Basalserie. Hingegen erfuhren die Mergel im Laufe der Zeit eine recht unterschiedliche Interpretation, da der Fossilinhalt eher für flachmarine, die Lithologie und Lithofazies aber eher für hemipelagische bis pelagische Ablagerungsräume sprechen. Eine Aufgabe dieser Arbeit sollte es daher sein, Hinweise für oder gegen eine Autochthonie der Fossilvergesellschaftungen der Makrofauna herauszuarbeiten. KOHN in BOTTJER et al. (1985) nennt zur Überprüfung dieser Frage drei Kriterien:

a) Erhaltung (preservation test)
b) Substratspezifität (substratum test)
c) Tiefenverteilung (depth distribution test)

Hierbei wurde der letzte Punkt weniger stark gewichtet, da kaum verifizierbare Angaben zur bathymetrische Verbreitung einzelner Taxa vorhanden sind und Angaben wie „relativ flach" kaum einen Aussagewert besitzen, da sie fast beliebig interpretierbar sind. Zusätzlich wurde versucht sedimentologische Kriterien einfließen zu lassen, da obige Unterscheidungsmerkmale versagen, wenn die Fossilien zusammen mit dem Sediment, z. B. durch „mud flows" oder „modified grain flows", umgelagert worden sind.

Bei der Substratspezifität ist zu berücksichtigen, daß diese nicht unbedingt eine Substratabhängigkeit der Fauna wiederspiegelt. Oft sind vielmehr die die Sedimentation bedingenden Parameter (Wassertiefe, Strömung, Schwebstoffgehalt u.a.) gleichzeitig limitierende Faktoren für die Fauna.

Das bei der Interpretation von Rezentfaunen häufig verwendete Epi/Infauna-Verhältnis kann hier kaum angewendet werden, da in der Kreide im offenen Schelf noch eine epifaunale Suspensionsfiltriererfauna dominierte (JABLONSKI & BOTTJER 1983), die erst gegen Ende der Oberkreide von einer infaunal betonten Schlickfresserassoziation verdrängt worden ist. Auch sind in der Literatur die Angaben zur Lebensweise der einzelnen Taxa nur spärlich und oft widersprüchlich.

Im Folgenden werden, vom Sediment bzw. der Lithofazies ausgehend, die drei im untersuchten Gebiet unterscheidbaren Fossilvergesellschaftungen vorgestellt, wobei diese nicht als Assoziationen gelten können, da der quantitative Aspekt nur ungenügend berücksichtigt werden konnte.

3.2 DIE FAUNENVERGESELLSCHAFTUNGEN UND BIOFAZIES DER BRANDERFLECK-SCHICHTEN DER FAHRENBERGMULDE

3.2.1 Fazies 1: Massiger Litharenit mit *Pinna* sp.-*Gervillia* cf. *solenoidea*-Vergesellschaftung

Die Faunenzusammensetzung der Litharenite ist aus Abbildung 6 ersichtlich. Insgesamt ist zwar die Diversität hoch, jedoch ist die Fossildichte sehr gering und viele Fossilien liegen nur als Einzelfunde vor. Dominiert wird die Fauna durch die Bivalven der Gattung *Pinna* und der Art *Gervillia* cf. *solenoidea* (DERANCE). Diese liegen z.T. als Schillanreicherungen in fossilreichen Linsen vor.

Gastropoden sind bis auf eine Ausnahme sehr selten und meist nur Einzelfunde. Lediglich die nach SOHL & KOLLMANN (1985) vermutlich infaunal lebende *Actaeonella browni* (SOHL & KOLLMANN) ist manchmal in größerer Zahl in Fossilnestern angereichert.

Die Individuenanzahl und Diversität der Mikrofauna ist sehr gering und besteht überwiegend aus der z.T. nesterweise angereicherten *Orbitolina* ex gr. *concava*, wobei davon auszugehen ist, daß diese keiner großen postmortalen Umlagerungen unterlagen, da die Schalen keine Abrollungserscheinungen zeigen.

An einer Fundstelle, die sich petrographisch durch einen sehr hohen Gehalt an Chertkomponenten und biofaziell durch die ausschließlich auf diese Lage beschränkten cypriniformen Bivalven von dem umgebenden Gestein abhebt, fand sich eine reichere benthonische Foraminiferenfauna mit *Quinqueloculina* sp., *Hedbergella* sp., *Marssonella* cf. *oxycona* und „*Textularia*" sp.. Insgesamt gesehen entspricht die Mikrofauna, wenn sie auch sehr individuenarm ist, der Orbitolinen/Sandschaler-Vergesellschaftung bei WEIDICH (1982).

Der hohe Anteil zweiklappiger Exemplare unter den kennzeichnenden Bivalven *G.* cf. *solenoidea* (DEFRANCE), *Pinna* sp. und „*Cyprina*" sp. sowie die für eine in situ Einbettung sprechenden Sackungsstrukturen an einigen Pinniden sprechen für eine Autochthonie der Makrofauna. Auch zeigen die in den Lithareniten vertretenen Gattungen *Pinna*, *Protocardia*, *Granocardium*, *Sphaera* und „*Pholadomya*" im allgemeinen eine große Präferenz für sandige Böden. MCKERRROW (1978) beschrieb eine in ihrer Faunenzusammensetzung ähnliche, an Sandböden adaptierte Fossilvergesellschaftung aus den Aptsanden.

Aufgrund der nesterartigen Fossilverbreitung muß jedoch davon ausgegangen werden, daß zumindest teilweise auch eine Umlagerung von Schalenresten stattgefunden hat und somit teilweise parautochthone Faunenzusammensetzungen

	Vorkommen	Lebensweise	Ernährung	Häufigkeit
BIVALVIA				
Arca carteroni	1, 2	SI	SF	x
Idonearca aff. *matheroni*	1	I	SF	o
Idonearca sp.	1	I	SF	o
Cuculaea sp.	1	I	SF	o
Trigonarca passyana	1	I	SF	o
Pinna cf. *decussata* s.str. (Typ 2)	1, 2	SI	SF	xx
Pinna decussata (Typ 3)	1	SI	SF	xxx
Pinna aff. *cottai*	1	SI	SF	xx
Atreta aff. *nilssoni*	1, 2	EC	SF	xx
Gervillia cf. *solenoidea*	**1**, 2, 3	E	SF	xx
?Gervillaria neptuni	1, **3**	?E	SF	xx
Gervillaria alaeformis	1, 2	E	SF	xx
?Pteria sp.	1	E	SF	o
Inoceramus pictus concentricoundulatus	1, 2	E	SF	x
Inoceramus sp.	1	E	SF	o
Entolium n. sp.	1, 2	E	SF	xx
?Camptonectes sp.	1	?E	SF	x
Anomia cf. *papyracea*	1, 2	EC	SF	x
Plagiostoma cf. *semiornata*	1	E	SF	x
Plagiostoma hoernesi	1, 2, 3	E	SF	x
"Ostrea" incurva	1	E	SF	o
Sphaera corrugata	1	E	SF	o
Eriphyla striata	1, 2	I	SF	xx
Granocardium productum	1	I	SF	o
Protocardia hillana	1, 2	I	SF	x
Protocardia sp. Typ 1	1	I	SF	o
Protocardia sp. Typ 2	1, 3	I	SF	x
"Cyprina" sp. Typ 2a	1	(S)I	SF	xx
"Cyprina" sp. Typ 2b	1	(S)I	SF	x
"Cyprina" sp. Typ 2c	1	(S)I	SF	x
"Cyprina" sp. Typ 2d	1	(S)I	SF	o
"Cyprina" sp. Typ 3	1	(S)I	SF	x
Goniomya consignata	1	I	SF	o
"Pholadomya" sp.	1	I	SF	o
Pleuromya ligeriensis	1, 3	I	SF	x
GASTROPODA				
Torquesia vibrayeana	1, **2**, 3	?I	?SF	xx
Torquesia granulata	1, **2**	?I	?SF	x
Trajanella stoliczkai	1, 2	E	?	x
Perissoptera sp.	1	SI	D	o
Pictavia pungens	1	?I	Ca	o
"Volutilithes" sp.	1	?	?	o
Acteonella browni	1, 2	I	D	xxx
Trochacteon sp.	1	E	D	o
CEPHALOPODA				
Sciponoceras sp.	1	N		x
Gaudryceras leptonema	1, **3**	N		o
Turrilites costatus	1, **3**	N		o
"Nautilus" sp.	1	N		x
BELEMNITIDA				
gen. et sp. indet.	1	N		o
POLYCHAETA (Serpulidae)				
Rotularia mammilata	1, 2	?E	?SF	xxx
ANTHOZOA				
gen. et sp. indet. (2 taxa)	1, 2	E		o
TENTACULATA				
gen. et sp. indet. (1taxon)	1, 2	E		x

Abb. 6: Zusammensetzung der Makrofauna der Fazies 1. Spalte 1: Falls eine Art in mehreren Faziestypen gefunden wurde, ist die dominierende Fazies fett gedruckt. Spalte 2: I = infaunal, SI = semiinfaunal, E = epifaunal, EC = epifaunal mit Schale festgewachsen, EF = epifaunal frei auf dem Boden lebend, N = neritisch; Spalte 3: SF = Filtrierer, D = Detritusfresser, Ca = Carnivor, He = Herbivor; Spalte 4: o = Einzelexemplar, x = 1-5 Exemplare, xx = 5-10 Exemplare, xxx = >10 Exemplare

vorliegen. Vermutlich waren diese Anreicherungen teilweise gravitativ bedingt (z.B. modified grain flow), da in der Matrix der Acteonellenanhäufungen stets auch einzelne größere Klasten schwimmen. Schubweise müssen auch größere Mengen an organogenem Material angeliefert worden sein, deren Mächtigkeit dann zu groß war, um den darin enthaltenen Kohlenstoff vollständig abzubauen. Sie bilden die pflanzenhäckselreichen Einschaltungen, die sich meist auch durch einen höheren Anteil an karbonatischen Komponenten und damit geringerer kompositioneller Reife auszeichnen. Letzteres spricht dafür, daß dieses Material keiner längeren Aufbereitung unterlag und direkt vom Festland zu seinem Ablagerungsort gelangte.

Als weiterer Hinweis für eine Genese der Litharenite unterhalb der Wellenbasis kann angeführt werden, daß innerhalb des Sedimentgefüges keinerlei Schrägschichtungen o.ä. anzutreffen sind. Auch spricht der sehr geringe Rundungsgrad der sehr gut sortierten Sandsteinkomponenten gegen eine litorale Aufarbeitung des Materials.

Aus dem oben gesagten kann man somit folgendes Szenario als Ablagerungsraum ableiten: Der Bildungsbereich der Fazies 1 mit *Pinna* sp.-*Gervillia* cf. *solenoidea*-Vergesellschaftung lag auf dem inneren Schelf zwischen der mittleren Wellenbasis und den von WEIDICH (1982) aufgrund des Plankton/Benthos-Verhältnis und der Orbitolinenverbreitung angegebenen 50 m Wassertiefe. Als weiteres Indiz für diese bathymetrischen Angaben kann eventuell das Auftreten der Bivalvengattung *Anomia* gelten. Diese lebt sessil auf Geröllen und Schalendebris, der auf der Oberfläche stabiler Böden im flachen Subtidal liegt, aber nur in Bereichen mit mäßiger Wasserbewegung (STANLEY 1970). Jedoch beschrieben JABLONSKI & BOTTJER (1983) *Anomia* auch aus dem offshore-Bereich. Die Dominanz der Gattung *Pinna* kann aber als weiterer Hinweis auf Flachwasserbedingungen gewertet werden (STANLEY 1970).

Das Fehlen jeglicher Sedimentstrukturen und die Homogenität der gut sortierten, massigen Sandsteine können am ehesten durch eine Sedimentation im mittleren bis unteren Bereich eines sehr flach abfallenden „fan" erklärt werden. Intensive chemische Verwitterung v. a. kieselreicher jurassischer Gesteine im Liefergebiet führten zu einer starken Anreicherung des Chert in den Sanden, die vor der endgültigen Ablagerung keiner weiteren Aufarbeitung unterlagen. Grobklastika erreichten im allgemeinen nicht mehr diesen Sedimentationsraum.

Konnten sich Sandbänke innerhalb des sehr flachen Schuttfächers für einige Zeit stabilisieren, führte das zur baldigen Besiedlung mit Orbitolinen und den an Sandböden angepaßten Bivalvengattungen *Pinna*, *Granocardium*, *Protocardium* und *Gervillia*. Bei Verbesserung des Nahrungsangebotes über den in der Regel nährstoffarmen Sandböden, oder auch wenn sich der Lebensraum weiter stabilisierte, kam es zu einer verstärkten Besiedlung mit benthonischen Foraminiferen und cypriniformen Bivalven aus der Gruppe der Arcticacea. Sobald sich mit dem Rinnensystem das Strömungsregime veränderte, wurden die Sandbänke wieder von mächtigen, homogenen und fast fossilleeren Sandmassen überdeckt, während sich andere Bereiche stabilisierten und besiedelt wurden.

3.2.2 Fazies 2: Feinkörnige Litharenite mit *Rynchostreon plicatulum*-*Torquesia vibrayeana*-Vergesellschaftung

Lithologisch unterscheidet sich dieser Faziestyp nur geringfügig von der Fazies 1. Die Kornverteilung ist aber bei einem höheren Matrixgehalt stärker in den Bereich des Fein-

	Vorkommen	Lebensweise	Ernährung	Häufigkeit
BIVALVIA				
Arca carteroni	1, 2	SI	SF	x
Glycimeris obsoletus	2	I	D	xx
Modiolus cf. *typicus*	2	I	SF	x
Inoperna flagellifera	2	?E	?	o
Pinna cf. *decussata* s. str.	2, 3	SI	SF	xx
Atreta aff. *nilssoni*	1, 2	EC	SF	xx
Gervillia cf. *solenoidea*	1, 2, 3	E	SF	xx
Gervillaria alaeformis	1, 2	EF	SF	xx
?Aguilera sp.	2	E	SF	xx
?Aguilera cf. *accuminata*	2	E	SF	o
Pseudoptera glabra	2, 3	E	SF	x
Inoceramus pictus concentricoundulatus	1, 2	E	SF	x
Inoceramus cf. *conicus*	2, 3	E	SF	x
Inoceramus cf. *flavus*	2	E	SF	o
Entolium n. sp.	1, 2	E	SF	xx
Neithea aequicostata	2	EF	SF	o
Anomia cf. *papyracea*	1, 2	EC	SF	x
Plagiostoma hoernesi	1, 2, 3	E	SF	x
Rhynchostreon plicatulum	2, 3	E	SF	xxx
Eriphyla striata	1, 2	I	?	xx
Granocardium sp.	2	I	SF	o
Protocardia hillana	1, 2	I	SF	x
?Venilicardia quadrata	2	(S)I	SF	o
"Cyprina" sp. Typ 1a	2	(S)I	SF	x
"Cyprina" sp. Typ 1b	2	(S)I	SF	x
"Venus" sp.	2	?I	SF	o
Paraesa subfaba	2	I	SF	x
GASTROPODA				
?Otostoma michaillensis	2	E	He	x
"Nerita" sp.	2	E	He	o
Torquesia vibrayeana	1, 2, 3	?I	?SF	xx
Torquesia granulata	1, 2	?I	?SF	x
Trajanella stoliczkai	1, 2	E	?	x
Perissoptera cf. parkinsoni	2	SI	D	o
gen. et sp. indet. (*"Natica"*)	2	?I	Ca	x
?Vexillum roemeri	2, 3	?	?	x
Nerinea s. str. sp.	2	E	He	x
Acteonella browni	1, 2	I	D	xxx
gen. et sp. indet. (1990 VI - 189)	2	?	?	o
gen. et sp. indet. (1990 VI - 180)	2	?	?	o
CEPHALOPODA				
Cymatoceras cf. *robustus*	2	N		o
"Nautilus" sp.	2	N		o
POLYCHAETA (Serpulidae)				
Rotularia mammilata	1, 2	?E	?SF	xxx
TENTACULATA				
gen. et sp. indet. (1 taxon)	1, 2	EC	SF	x
ANTHOZOA				
gen. et sp. indet. (2 taxa)	2	E		o

Abb. 7: Zusammensetzung der Makrofauna der Fazies 2. Erläuterung siehe Abb.: 6

sand und Silt verschoben. Während jedoch der Sandstein der Fazies 1 wahrscheinlich das Liegende zu den Mergeln (Fazies 3) bildet und sich z.T. lateral mit ihnen verzahnt, sind die Sandsteine dieser Fazies in die Mergel eingeschaltet, wobei der Liegendkontakt tektonisch überprägt ist. Zum Hangenden hin ist ein kontinuierlicher Übergang zu den Mergeln vorhanden. Lithofaziell stellt die Fazies 2 somit nur eine Subfazies der Fazies 1 dar. Große Unterschiede zu den anderen beiden Faziestypen bzw. Faunenvergesellschaftungen bestehen v. a. in der Faunenzusammensetzung und der Fossildichte. Zwar ist die Gesamtdiversität der Fauna etwas geringer als in der Fazies 1, die Fossilhäufigkeit ist jedoch ungleich höher. Aufgrund der stark abweichenden Faunen-zusammensetzung wird sie hier aber als eigener Faziestyp dargestellt.

Die in der Fazies 1 deutlich dominierende Gattung *Pinna* tritt stark zurück und auch *G.* cf. *solenoidea* (DEFRANCE) liegt nur als Einzelfund vor. Dafür schieben sich gleich mehrere Gattungen in den Vordergrund: *Rynchostreon plicatulum* (LAMARCK) ist teilweise nesterartig angereichert, *Glycymeris obsoletus* (GOLDFUSS), *Eriphyla striata* (SOWERBY), ?*Aguileria* sp. und *Gervillaria alaeformis* (SOWERBY) sind weitere dominante Arten, wobei letztere durch ihre von der restlichen Fauna stark abweichende Größe hervorsticht.

Ebenso zeigen in Fazies 2 die Gastropoden eine höhere Diversität und Häufigkeit. An erster Stelle sind hier *Torquesia granulata* (SOWERBY) und *T. vibrayeana* (D'ORBIGNY) zu nennen, sowie die bereits in Fazies 1 häufige *A. browni* (SOHL & KOLLMANN.)

Versucht man die Frage der Autochthonie der Fauna zu beantworten, ergibt sich ein zweigeteiltes Bild. So finden sich *G. alaeformis* (SOWERBY), ?*Aguileria* sp., *G. obsoletus* (GOLDFUSS), und *E. striata* (SOWERBY) fast nur als zweiklappige Exemplare. Andererseits fanden sich unter den zwei Dutzend Exemplaren von *R. plicatulum* nur 2 RK, wobei hier die Frage offengelassen werden muß, ob hier die RK weggespült worden sind und *R. plicatulum* autochthon vorliegt, was aufgrund der Substratspezifität (Eisbergstratege sensu JABLONSKI & BOTTJER 1983) wahrscheinlicher ist, oder ob die LK hier allochthon angereichert wurden.

Auch bei den Gastropoden ist eine Zweiteilung der Fauna zu erkennen. So ist die Autochthonie der für Sandböden typischen, eventuell infaunalen Strudler *Torquesia granulata* (SOWERBY) und *T. vibrayeana* (D'ORBIGNY) mit hoher Wahrscheinlichkeit anzunehmen. Jedoch ist der ökologische Aussagewert der Turritellidae nach Untersuchungen von ALLMAN (1988) nicht mehr so hoch zu bewerten, wie noch von WOLFF (1970) angenommen wurde, da ihre Ernährungsweise in der Kreide unsicher ist und ihre Tiefenverbreitung zwischen 10 m und 100 m (maximal 1500 m) Wassertiefe variieren kann. Die Nerineenbruchstücke und die beiden Archaeogastropoden *Otostoma michaillensis* PICTET & CAMPICHE und „*Nerita*" sp. entstammen vermutlich einer anderen Biozönose, da es sich bei diesen Formen um Algenweider handelt, die normalerweise aus der Riffazies („fauna coralligena") bzw. dem felsigen Litoral bekannt sind.

Als weitere Hinweise darauf, daß hier eine Vermischung zweier Biozönosen vorliegt, können das Auftreten großwüchsiger Solitärkorallen und die vereinzelt in der Matrix schwimmenden Karbonatklasten gelten. Innerhalb des nur 2 bis 3 m mächtigen Sedimentkörpers sind aber bis auf eine schwache Gradierung keine weiteren Sedimentstrukturen zu erkennen.

Wenn man von den Faunenelementen absieht, die vermutlich von einer benachbarten Schwelle (?Oberaudorfer Schwelle sensu WEIDICH 1984) geschüttet worden sind, dann zeigt die Fauna eine relativ große Substratspezifität (*Glycymeris*, *Torquesia*), wobei der Ablagerungsbereich ähnlich dem der Fazies 1 gewesen sein kann. Jedoch muß aufgrund der größeren Fossildichte das Nahrungsangebot und die Stabilität des Bildungsraumes ungleich höher gewesen sein.

Die Stellung der Fazies 2 zu den Mergeln im Liegenden und Hangenden konnte nicht ganz geklärt werden. Die Sedimentabfolge Mergel-Sandstein-Mergel spräche für eine einmalige Schüttung der Feinklastika samt Fossilinhalt in den Ablagerungsbereich der Mergel. Der hohe Anteil an doppelklappigen Bivalven könnte dann aber nur dadurch erklärt werden, daß man für diesen „Schüttungsvorgang" einen an einem flachen Hang langsam herabkriechenden „modified grain flow" annimmt. Eine andere Erklärungsmöglichkeit wäre eine vorrübergehende Erhöhung der Strömungsenergie im Ablagerungsbereich der Mergel, so daß es zur Ablagerung von Sanden kommt, in die von einer Schwellenregion noch weiteres Material (Nerineen u.a.) geschüttet wurde. Eine solche Erklärung bleibt aber aus zweierlei Gründen zweifelhaft. Erstens ist es unwahrscheinlich, daß nach einer so kurzfristigen Milieuänderung (Erhöhung des Strömungsenergie) gleich eine so gut an das Substrat angepasste Fauna nachfolgen kann. Zweitens verweisen die Faunenelemente der Fazies 2 (*Glycymeris*, *Anomia* und *Torquesia*) überwiegend auf flaches Subtidal (<50m), während die Fauna der Mergel, wie im Folgenden gezeigt werden soll, auch einige Formen des tieferen Subtidal enthält. Bemerkenswert ist, daß die Mikrofauna der hangenden Mergel stark verarmt ist und fast nur aus benthonischen Sandschalern besteht.

Der autochthone bzw. parautochthone Anteil der Fazies 2 zeigt eine überraschend große Ähnlichkeit mit einer von MAMEDZADE (1987) beschriebenen Fauna aus der Oberkreide des Kleinen Kaukasus. Auch dort dominieren in einer kalkigen Sandsteinfazies die Gattungen *Glycymeris* (*Pectunculus*), *Trigonarca*, *Pecten*, *Protocardia* und *Exogyra* (= *Rhynchostreon*) neben Gastropoden der Gattungen *Trajanella*, *Torquesia* (*Haustator*) und *Actaeonella*. Aufgrund aktualistischer Vergleiche stellte MAMEDZADE die Faunenvergesellschaftung ins flache Subtidal bis Litoral. Die von JABLONSKI & BOTTJER (1983) postulierte Dominanz der suspensionsfressenden Infauna für küstennahe Faunenvergesellschaftungen konnte hier nicht festgestellt werden.

3.2.3 Fazies 3: Mergel mit *Idonearca mailleana*-?*Lunatia lyrata*-Vergesellschaftung

Der Großteil der bisher beschriebenen alpinen Cenomanfaunen entstammt den massigen, blaugrauen Mergeln. Wie Untersuchungen von ZEIL (1955) zeigen, liegt die Partikelgröße zu etwa 80% im Schluffbereich, wobei der Feinsandanteil stark schwanken kann, wie sich in den Schlämmproben zeigte. Die Faunendiversität ist relativ hoch (Abb. 8), jedoch variiert die Fossildichte von Fundpunkt zu Fundpunkt erheblich. Dieser Umstand wurde z.T. als Hinweis für eine Allochthonie der Fauna angesehen. Aber auch bei Rezentuntersuchungen ist eine fleckenhafte Faunenverbreitung eher die Regel als die Ausnahme (BOUCOT 1981).

Dominiert wird die Fauna von Arten, die ausschließlich auf die Mergelfazies beschränkt sind: *Idonearca mailleana* (D'ORBIGNY), *Cucullaea* sp. 3, *Nanonavis carinata* (SOWERBY), *Pycnodonte vesicularis* (LAMARCK), ?*Gervillaria neptuni* (GOLDFUSS), *Plicatula inflata* (SOWERBY), *Neithea* cf. *coquandi* (PERON), *Syncyclonema* cf. *haggi* (DHONDT) sowie der auch in Fazies 3 häufigen *Rhynchostreon plicatulum* (LAMARCK).

Innerhalb der reichen Gastropodenfauna treten gegenüber der sehr häufigen ?*L. lyrata* (SOWERBY) alle anderen Arten in den Hintergrund. Nur Angehörige der Gattung *Perissoptera* finden sich noch in größerer Individuenzahl.

Kennzeichnend ist weiterhin die relativ hohe Individuen- und Artenzahl bei den Ammoniten und das auf die Fazies 3 beschränkte Auftreten von Echinodermen. Bei den Serpuliden liegt die in Fazies 1 und 2 sehr häufige *R. mammilata* (GUMBEL) nur als Einzelfund vor, dafür aber treten die freien Liegeformen *H. septemsulcata* (ROEMER) und *P. ampullacea* (SOWERBY) neu hinzu.

Innerhalb der Bivalven dominieren noch eindeutig die Filtrierer, während sich bei den Gastropoden Substratfresser (*Perissoptera* u. a.) und Carnivoren (Naticidae) die Waage halten. Strudler sind dagegen so gut wie nicht vertreten. Auffallend ist, daß trotz der großen Anzahl von Gehäusen der carnivoren ?*Lunatia lyrata* (SOWERBY) keine angebohrten Molluskenschalen zu finden sind. Vermutlich bestand die Beute der kleinwüchsigen Gastropode überwiegend aus Ostracoden und anderen Kleinlebewesen, die fossil nicht erhalten geblieben sind.

Einige der Bivalven sind typische Vertreter der von JABLONSKI & BOTTJER (1983) ausführlich bearbeiteten epifaunalen Suspensionsfiltrierer-Vergesellschaftung, die in der Kreide für Weichbodenassoziationen des offshore-Bereiches kennzeichnend sind. Dazu gehören die sogenannten „Eisbergstrategen" (iceberg adaption) *Neithea*, *Pycnodonte*, *Rhynchostreon*, wobei letztere meist nur im Juvenilstadium festgeheftet sind, sowie die „Schneeschuhstrategen" (snowshoe adaption) *Inoceramus*, *Syncyclonema* und die ebenfalls nur im Juvenilstadium festgeheftete *Plicatula*. Diese Gruppen waren durch ihren Bau für eine epifaunale Lebensweise auf Weichböden adaptiert, während rezent diese Biotope von infaunal lebenden Bivalven dominiert werden.

Die Gastropoden der Fazies 3 sind ebenfalls fast ausschließlich einer Lebensweise im oder auf dem Schlick ange-

	Vorkommen	Lebensweise	Ernährung	Häufigkeit
BIVALVIA				
Nucula sp.	3	I	D	o
Nanonavis carinata	3	I	SF	xx
Idonearca mailleana	3	I	SF	xxx
Cucullaea sp.2	3	I	SF	x
Cucullaea sp.3	3	I	SF	xxx
Modiolus cf. siliquus	3	SI	SF	x
Pinna cretacea s. str.	3	SI	SF	x
Pinna decussata s. str.	1, 2, 3	SI	SF	x
Plicatula inflata	3	E(C)	SF	xx
Gervillia cf. *solenoidea*	1, 2, 3	E	SF	x
"*Isognomon*" sp.	1, 3	E	SF	x
?*Gervillaria neptuni*	1, **3**	?E	SF	xx
Pseudoptera glabra	2, 3	E	SF	x
Pteria cf. *rostrata*	3	E	SF	x
Inoceramus cf. *conicus*	2, 3	E	SF	x
Inuceramus cf. *pictus* Typ 3	3	E	SF	x
Inuceramus cf. *pictus* Typ 2	3	E	SF	o
Inoceramus cf. *nodai*	3	E	SF	o
Entolium membranaceum	3	EF	SF	x
Neithea cf. *coquandi*	3	EF	SF	xx
Syncyclonema cf. *haggi*	3	EF	SF	xx
Plagiostoma hoernesi	1, 2, 3	E	SF	x
Pycnodonte vesiculare	3	EC	SF	xxx
Rhynchostreon plicatulum	**2**, 3	E	SF	xxx
"*Astarte*" *porrecta*	3	?	?	o
Protocardia Typ 2	1, 3	I	SF	x
Leptosolen dupinianus	3	I	SF	x
?*Cyprimeria venoperana*	3	I	SF	o
Panopea mandibulata	3	I	SF	o
Pleuromya ligeriensis	**1**, 3	I	SF	x
GASTROPODA				
?*Discotectus* cf. *buneli*	3	?E	He	o
Magerita sp.	3	?	?	o
Semisolarium cf. *moniliferum*	3	E	?He	o
Vanicoro sp	3	?E	He	o
Turritella cf. *multilinata*	3	?I	SF	x
Torquesia vibrayeana	1, **2**, 3	?I	SF	xx
Ageria costata	3	?	?	x
?*Haliphoebus* sp.	3	E	?	x
Perissoptera sp.	3	SI	D	x
Perissoptera rahmani	3	SI	D	x
?*Helicaulax* sp.	3	SI	D	o
Drepanocheilus cf. *compactus*	3	?SI	D	x
Ampullina cf. *cylindrica*	3	SI	Ca	x
Lunatia lyrata	3	I	?Ca	xxx
Vexillum roemeri	2, 3	?	?	x
"*Murex*" cf. *pleurotomoides*	3	E	Ca	o
Tornatellaea triplicata	3	?	?	x
Tornatellaea aff. *lacryma*	3	?	?	o
Avelana cf. *dubia*	3	?	?	x
	3			
CEPHALOPODA	3			
Turrilites costatus	1, **3**	N		xx
Gaudryceras leptonema	1, **3**	N		xxx
Puzosia mayoriana	3	N		x
Desmoceras latidorsatum	1, 3	N		xx
Hamites sp.	3	N		x
Tetragonites sp.	3	N		o
?*Calycoceras* sp.	3	N		o
POLYCHAETA (Serpulidae)				
Hepteris septemsulcata	3	?E		xx
?*Proliserpula* cf. *ampullacea*	3	?E		x
Glomerula cf. *gordialis*	3	EC		x
ANTHOZOA	3	E		x
ECHINODERMATA	3	I	D	xx

Abb. 8: Zusammensetzung der Makrofauna der Fazies 3. Erläuterung siehe Abb. 6.

paßt. Während die Naticiden teilweise grabend ihrer Beute nachstellen, sind die Aporrhaidae typische Schlickschaufler, die auch strudeln konnten (GRUNER 1982). ?*Helicaulax* hingegen ist durch seine langen lateralen, stachelartigen Fortsätze einer Lebensweise auf dem Weichsediment gut angepaßt.

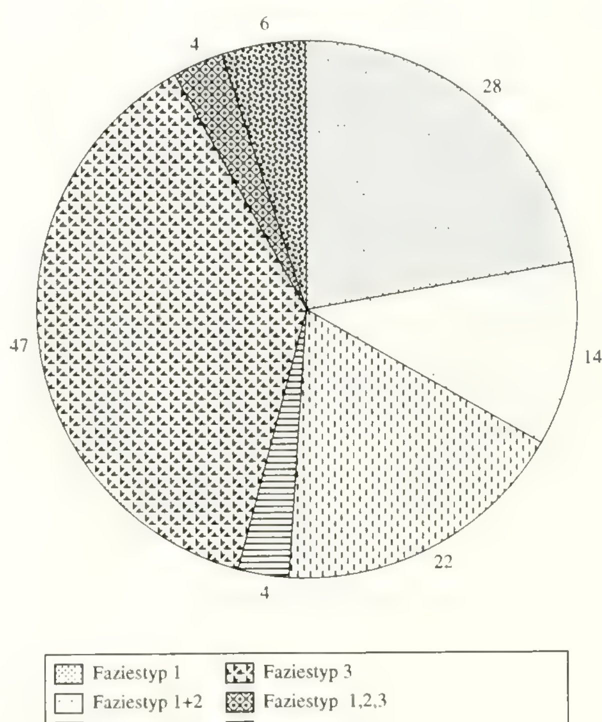
Aufgrund des sehr hohen Anteils an substratspezifischer Formen, die nur im Schlick leben konnten und daher auch nur in der Fazies 3 auftreten, sowie die große Anzahl zweiklappig erhaltener Bivalven kann für die Fauna eine Autochthonie als gesichert gelten. Es finden sich auch keine Sedimentstrukturen die auf einen Transport der Fossilien vor ihrer Einbettung schließen lassen. Dies schließt jedoch nicht aus, daß es vereinzelt zu Schüttungen von feinklastischem Material in den Sedimentationsraum der Mergel kam.

Die stark Benthos-betonte Mikrofauna ist meist recht individuenarm. Sie entspricht der Lenticulinen-*Tritaxia*-Vergesellschaftung bei HERM (1982). WEIDICH (1982) rechnete diese zu der von ihm postulierten *Orbitolina-Tritaxia-Lenticulina* - Vergesellschaftung. Das völlige Fehlen der Orbitolinen in den Mergeln der Fahrenbergmulde bei sonst reichem Makrobenthos kann daher nur dadurch erklärt werden, daß der Ablagerungsraum der Mergel unterhalb der vertikalen Verbreitungsgrenze der Orbitolinen gelegen hat. Auch Teile der Makrofauna verweisen auf einen etwas tiefer als die Faziestypen 1 und 2 gelegenen Sedimentationsraum bzw. mehr dem offenen Schelf (off shore) angenäherte Milieubedingungen. So kann die Vergesellschaftung der Bivalvengattungen *Pycnodonte* und *Exogyra* (*Rhynchostreon*) nach JABLONSKI & BOTTJER (1983) als Hinweis für offshore-Bedingungen gewertet werden, da sie dort ihr Verbreitungsoptimum haben. Auch der hohe Anteil an Cephalopodenresten spricht für stärker neritischen Einfluß. Der in der Fazies 3 auftretende Serpulide *Hepteris septemsulcata* (ROEMER) hat nach LOMMERZHEIM (1979) ebenfalls einen gewissen bathymetrischen Leitwert für das höhere Neritikum mit schwacher bis mäßiger Wasserbewegung, da er im Litoral und flachen Sublitoral immer fehlt.

Das niedrige Plankton/Benthos-Verhältnis zeigt aber andererseits, daß der pelagische Einfluß doch noch sehr begrenzt war. Daher wäre eine Ablagerungstiefe zwar unterhalb den von WEIDICH (1982) angegebenen 50 m, aber sicher auch nicht tiefer als 80 bis 100 m am wahrscheinlichsten. Einer größeren Ablagerungstiefe widerspräche auch die relativ hohe Diversität der Gastropodenfauna.

Auch wenn einige Mikrofossilien z.T. pyritisiert sind - es fehlen jedoch Pyritkonkretionen, wie sie aus anderen Aufschlüßen der Mergel der Branderfleckschichten, häufiger bekannt sind -, zeigt der hohe Anteil der z.T. tiefgrabenden Infauna, daß zumindest aerobes bis dysaerobes Milieu vorgeherrscht haben muß. Der hohe Anteil an Infauna läßt des weiteren vermuten, daß die Homogenität der Mergel durch intensive Bioturbation verursacht wurde, wobei der Feinsandanteil der Mergel auf Sandlaminae zurückzuführen ist, die durch Bioturbation völlig zerstört wurden. Bei der für die Schlammfazies des Schelfs typischen, episodenhaften Materialzufuhr (JOHNSON & BALDWIN in READING 1986) muß dann vereinzelt die Zufuhr an organogenem Material so hoch gewesen sein, daß der Sauerstoffgehalt nicht mehr für dessen vollständigen Abbau ausreichte. Dies würde den hohen Gehalt an Pflanzenhäcksel und das vereinzelte Auftreten vollständiger Angiospermenblätter erklären. In diesen dysaeroben Phasen müßten auch die vereinzelt aufgefundenen *Chondrites*-Spuren angelegt worden sein.

Der Ablagerungsraum der Fazies 3 entstand daher vermutlich mit Fortschreiten der Transgression, als sich die Zonen mit gröberklastischen Sedimenten (Fazies 1 und 2) weiter in Richtung der Transgression verschoben. Dies bedeutete gleichzeitig eine Vertiefung des Ablagerungsraumes mindestens bis unter den Lebensbereich der Orbitolinen. Die Sedimentation wurde überwiegend von Partikeln der Siltfraktion geprägt, wobei aber vereinzelt auch noch Schüttungen mit gröberem Material den Ablagerungsraum erreichen konnten. Das große Nährstoffangebot in und auf dem Sediment führte zu einer teilweise intensiven Besiedlung mit Benthonten, die z.T. eine spezielle Anpassung an das Weichbodenmilieu zeigen. Periodisch muß es zu dysaeroben Bedingungen im Sediment („restricted mud facies" MORRIS in READING 1986) gekommen sein.



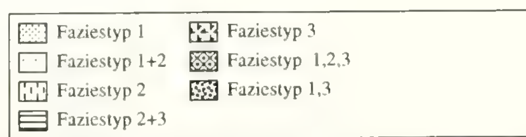


Abb. 9: Anzahl der beschriebenen Arten und Verteilung der Makrofauna auf die Faunenvergesellschaftungen/Faziestypen.

3.2.4. Zusammenfassung Palökologie

Zusammenfassend läßt sich sagen daß alle drei Faziestypen bis auf den allochthonen Anteil der Fazies 2 einen hohen Grad an Substratspezifität ihrer jeweiligen Fauna zeigen. Die Faunen der Faziestypen 1 und 3 sind mit an Sicher-

heit grenzender Wahrscheinlichkeit autochthon und lassen eine Vertiefung des Ablagerungsraumes erkennen. Jedoch muß dieser Vorgang langsam und kontinuierlich verlaufen sein, da die hohe Diversität der gut angepaßten Fauna eine relativ hohe Stabilität des Lebensraumes voraussetzt (stability time hypothesis von SANDERS fide KAUFFMAN 1973). Diese Aussage muß insofern eingeschränkt werden, als die starke Dominanz der Pinniden in der Fazies 1 dort eine gewisse Milieuinstabilität mit erhöhtem physiologischem Streß andeutet.

Im Faziestyp 2 liegt eine Vermischung mindestens zweier Biozönosen vor, wobei die Nerineen- und Rudistenbruchstücke als Hinweis für eine benachbarte Schwelle (? Oberaudorfer Schwelle sensu WEIDICH 1984) gewertet werden können. Einen weiteren Hinweis auf ein benachbartes Flachwassergebiet gibt ein Lesestein, der sich nördlich des Fahrenbergsattels fand. Es handelt sich hierbei um ein feinkörniges Konglomerat, das zu ca. 50% aus Orbitolinen und Rudistenschutt besteht. Es ist jedoch nicht möglich, diesen hier vorgestellten Interpretationsvorschlag generell auf die Makrofauna der Branderfleckschichten zu übertragen. So ergibt sich allein aus den Angaben in RAHMAN (1967), daß in der nur 5 km östlich gelegenen Fundstelle Hölzelsau z.T. sicher allochthone Faunenvergesellschaftungen in den Mergeln vorliegen.

Die *I. mailleana-?L. lyrata*-Vergesellschaftung der hier beschriebenen Fazies 3 scheint aber, wie den Fossillisten von SÖHLE (1897), SCHLOSSER (1924), NÖTH (1926) und WOLFF (1968) zu entnehmen ist, die typische Schlammboden-Vergesellschaftung der alpinen Mittelkreide darzustellen. Jedoch liegt in anderen bisher beschriebenen Vorkommen der Nördlichen Kalkalpen die Fauna nicht immer autochthon, sondern oft vermischt mit Faunenelementen anderer Biozönosen vor.

Allgemein zeigt die Fauna der Mittelkreide der Nördlichen Kalkalpen wenig typische Vertreter der Tethys, wie z.B. *Actaeonella* und *Trajanella* bei den Gastropoden, und wird daher von einigen Bearbeitern (DHONDT 1981, KAUFFMAN mdl. Mittl.) zu den gemäßigten bzw. subtropischen Breiten gerechnet. Dieser Unterschied ist aber vermutlich v. a. substratbedingt, da die klassischen tropischen Faunen der Tethys der Karbonatfazies und keinen klastischen Ablagerungsräumen wie die hier beschriebene Fauna entstammen.

DANK

Bei der Bearbeitung des Materials im Zuge der Diplomarbeit waren mit wertvollen Hinweisen und Diskussionen behilflich: E. G. KAUFFMANN und P. HARRIES Colorado), H. KOLLMANN (Wien) und H. IMMEL (München), letzterer als Betreuer der Diplomarbeit. Besonderer Dank gilt jedoch W. WERNER (München), der sich die Mühe machte die schon etwas angestaubte Arbeit doch noch zur Publikation zu bringen und bei der entsprechenden Überarbeitung mit bewundernswerter Geduld behilflich war.

Die Photographien für die Tafeln fertigten F. HÖCK und G. BERGMEIER (München) an, bei der Erstellung der Abbildungen war W. ECKSTALLER behilflich. Zu guter Letzt sei den Grundstückseigentümern gedankt, die für den ‚Stoasammler' kopfschüttelndes Verständnis aufbrachten.

3. LITERATUR

ABBAS, H. L. (1962a): A Monograph on the Egyptian Cretaceous pelecypods. - Geological Museum, Palaeontol. Ser. Monograph, No.1: 224 S., 24 Taf.; Kairo.

– – (1962b): The English Cretaceous Turritellidae and Mathildidae (Gastropoda). - Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology, 7 (6): 173-196, 19 Textfig., Taf. 28-32; London.

– – (1973): Some British Cretaceous gastropods, belonging to the families Procerithiidae, Cerithiidae and Cerithiopsidae (Cerithiacea). - Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology, **23** (2): 105-175, 8 Taf.; London.

ALLMAN, W. D. (1988): Ecology of Recent turritelline gastropods (Prosobranchia, Turritellidae): Current knowledge and paleontological implications. - Palaios, **3** (3), 259-284, 7 Abb., 3 Tab.; Tulsa.

ANDERT, H. (1934): Die Kreideablagerungen zwischen Elbe und Jeschken. Teil 3: Die Fauna der obersten Kreide in Sachsen, Böhmen und Schlesien. - Abh. preuss. geol. L.-A., N. F., **159**: 477 S., 102 Abb., 19 Taf.; Berlin.

D'ARCHIAC, A. (1846): Rapport sur les fossiles du Tourtia. - Mém. Soc. géol. Fr., sér. 2, **12**: 291 -351, Taf.13-24; Paris.

BLANCKENHORN, M. (1934): Die Bivalven der Kreideformation von Syrien - Palästina. - Palaeontographica, **81A**: 161-296, Taf. 7-14; Stuttgart.

BOTTJER, D. J., HICKMAN, C. S. & WARD, P. D. (1985): Molluscs. Notes for a Short Course. - University of Tennessee, Department of Geological Sciences. Studies in Geology, **13**: 305 S.; Tennessee.

BOUCOT, A. J. (1981): Principles of benthic marine paleoecology. - XV + 463 S., 332 Abb.; New York.

BRAMER, G. & KEMPER, E. (1966): Über einen bemerkenswerten Erhaltungszustand der Lamellibranchiaten-Gattung *Pinna* im Gildehauser Sandstein (Hauterive). - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **127**: 127-132, Taf. 12; Stuttgart.

BRIART, A. & CORNET, F. L. (1865): Description minéralogique, géologique und paléontologique de la Meule de Bracquegnies. - Mém. Cour., Sav. etrange., **34**: 92 S., 8 Taf.; Bruxelles.

DACQUÉ, E. (1939): Die Fauna der Regensburg-Kelheimer Oberkreide (mit Ausnahme der Spongien und Bryozoen). - Abh. Bayer. Akad. Wiss. math.-nat. Abt., N. F., **45**: 218 S., 17 Taf.; München.

DEFRANCE, M. J. L. (1820): Gervillie, Gervillia . - Dictionnaire de Sciences Naturelles, **18**: 502-503; Straßburg (Levrault).

DENINGER, K. (1905): Die Gastropoden der sächsischen Kreideformation. - Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarn etc., **18**: 1-35, Taf. 1-4; Wien und Leipzig.

DHONDT, A. V. (1971): Systematic revision of *Entolium*, *Propeamusium* (Amusiidae) and *Syncyclonema* (Pectinidae, Bivalvia,

Mollusca) of the European boreal Cretaceous. - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., **47** (32): 1-95, 4 Taf.; Brüssel.

– – (1972a): Systematic revision of the Chlamydinae (Pectinidae, Bivalvia, Mollusca) of the European Cretaceous, Part I: *Camptonectes*. - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., **48**: Sci. Terre 3, 60 S., 2 Taf.; Brüssel.

– – (1972b): Systematic revision of the Chlamydinae (Pectinidae, Bivalvia, Mollusca) of the European Cretaceous, Part II: *Lyropecten*. - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., **48**: Sci. Terre 7, 81 S., 3 Taf.; Brüssel.

– – (1973a): Systematic revision of the Chlamydinae (Pectinidae, Bivalvia, Mollusca) of the European Cretaceous, Part III: *Chlamys* and *Mimachlamys*. - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., **49** (1): 1-134, Abb. 1-2, Taf. 1-9; Brüssel.

– – (1973b): Systematic revision of the subfamily Neitheinae (Pectinidae, Bivalvia, Mollusca) of the European Cretaceous. - Mem. Inst. r. Sci. nat. Belg., **176**: 101 S., 5 Taf.; Brüssel.

– – (1975): Systematic revision of the Chlamydinae (Pectinidae, Bivalvia, Mollusca) of the European Cretaceous, Part IV: *Merklina*. - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., **51** (7): 1-37, 2 Taf.; Brüssel.

– – (1981): Repartition des Bivalves (sans Inocérames ou Rudistes) dans le Crétacé Moyen. - Cretaceous Research, **2**: 307-318, 2 Abb., 6 Tab.; London.

– – (1985): Late Cretaceous Bivalves from the A 10 Exposures in the northern Aquitaine. - Cretaceous Research, **6**: 33-74, 6 Abb., 3 Tab.; London.

– – (1987): Bivalves from the Hochmoos Formation (Gosau-Group, Oberösterreich, Austria). - Ann. Naturhist. Mus. Wien, **88 A**: 41-101, 6 Taf.; Wien.

DHONDT, A. V. & DIENI, I. (1988): Early Cretaceous bivalves of Eastern Sardinia. - Mem. Sci. geol., **40**: 1 -97, 25 Abb., 13 Taf., Padova.

– – (1993): Non-rudist bivalves from late Cretaceous rudist limestones of NE Italy (Col dei Schiosi and Lago di St. Croix Areas). - Mem. Sci. geol., **45**: 165-241, 18 Abb., 20 Taf., 1 Tab.; Padova.

DIETZE, H. (1959): Die Inoceramen von Oberau in Sachsen. Obercenoman bis Unterturon. - Geologie, **8**: 856-838, 22 Abb., 3 Tab., 4 Taf.; Berlin.

DRUSHCHITS, V. V. & KUDRYAVTSEV, M. P. (Ed.) (1960): Atlas nizhenemelovoi fauny severnogo Kavkaza i Kryma. - 701 S., 149 Abb., 15 Tab., 138 Taf.; Moskau.

EMMRICH, A. (1853): Geognostische Beobachtungen aus den östlichen bayerischen und den angrenzenden österreichischen Alpen. Aus dem Gebiet des Alpenkalkes, Schluß. - Jb. Geol. R. A., **4**: 326-394, 4 Abb.; Wien.

– – (1865): Die cenomane Kreide im bayerischen Gebirge. - 12 S.; Meiningen.

FITTON, W. H. (1836): Observations on some of the strata between the Chalk and Oxford Oolithe in the south-east of England. - Trans. Geol. Soc. London, 2.ser., **4**: 103-388, Taf. 35-40; London.

FORBES, E. (1846): Report on the fossil invertebrata from southern India, collected by Mr. Kaye and Mr. Cunliffe. - Trans. Geol. Soc. London, (2) **7**: 97-174, Taf. 7-19; London.

FRIC, A. (1911): Studien im Gebiet der böhmischen Kreideformation. Ergänzung zu Band I. Illustriertes Verzeichnis der Petrefakten der Korycaner Schichten. - Arch. nat. Landesdurchforsch. Böhmen, **15** (1): 101 S., 420 Abb.; Prag.

FRIC, A. & SCHLOENBACH, U. (1872): Cephalopoden der böhmischen Kreideformation. - 51 S., 16 Taf.; Prag.

FÜRSICH, F. T. & WERNER, W. (1989): The Upper Jurassic Bivalvia of Portugal. Part II. Pteriomorpha (Pterioida exclusive Ostreina). - Comun. Serv. Geol. Portugal, **74**: 105-164, 22 Taf.; Lissabon.

GARDNER, J. S. (1875): On the Gault Aporrhaidae. - Geol. Mag., **2**: 49-56, Taf. 3; 124-130, Taf. 5; 198-203, Taf. 6; 392-407, Taf. 7; London.

GAUPP, R. (1982): Sedimentationsgeschichte und Paläotektonik der kalkalpinen Mittelkreide (Allgäu, Tirol, Vorarlberg). - Zitteliana, **8**: 33-72, 14 Abb., 3 Tab., 2 Taf., 1 Anl.; München.

GEINITZ, H. B. (1839, 1840, 1842): Charakteristik der Schichten ud Petrefacten des sächsisch-böhmischen Kreidegebirges. - 116 + XX S., 24 Taf.; Leipzig (Arnold).

– – (1871-1875): Das Elbtalgebirge in Sachsen. - I, der untere Quader. - Palaeontographica, **20** (1): 319 S., 67 Taf.; Cassel.

– – (1872-1875): Das Elbtalgebirge in Sachsen. II. der mittlere und obere Quader. - Palaeontographica, **20** (2): 245 S., 46 Taf.; Cassel.

GOLDFUSS, A. (1826-1844): Petrefacta Germaniae. - 629 S., 198 Taf.; Düsseldorf.

GRUNER, H. E. (Ed.) (1982): Lehrbuch der speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose Tiere, 3.Teil: Mollusca, Sipinculidae, Echiurida, Annelida, Onchyophora, Tardigrada, Pentastomida. - 608 S., 377 Abb.; Jena.

GUMBEL, C. W. (1861): Geognostische Beschreibung des Bayerischen Alpengebirges und seines Vorlandes. - XX + 952 S., 25 Abb. 1 Taf., 5 geol. Kt., 42 Profiltaf.; Gotha.

GUERANGER, E. (1867): Album paléontologique du department de la Sarthe. - 20 S., 25 Taf.; Le Mans (Beauvais et Vallienne).

HASEMANN, W. (1929): Geologie des Brünnstein- und Traithengebietes in den oberbayerischen Alpen. - Diss. Univ. München, 46 S., 1 Tab., 1 Kt.; Waldshut.

HEINZ, R. (1932): Aus der neuen Systematik der Inoceramen. - Mitt. Mineral.-Geol. Stgaatsinst. Hamburg, **13**: 26 S.; Hamburg.

HERM, D. (1982a): Die süddeutsche Kreide. Ein Überblick. - In: WIEDMANN, J. (Hrsg.): Aspekte der Kreide Europas. - IUGS Series A, **6**: 85-106, 2 Abb.; Stuttgart (Schweizerbart).

– – (1982b): Hölzelsau C 23-27. - In: 2. Symposium Kreide, München 1982: Exkursionsführer; München.

HOLZAPFEL, E. (1887-1889): Die Mollusken der Aachener Kreide. - Palaeontographica, **34**: 29-108, Taf. 4-21; 1887-1888; **35**: 139-268, Taf. 8-29; 1889; Stuttgart.

IMMEL, H. (1979): Cenoman-Ammoniten aus den Losensteiner Schichten der Bayerischen Alpen. - In: WIEDMANN, J. (Hrg.): Aspekte der Kreide Europas. - IUGS Series A, **6**: 607-644, 1 Abb., 5 Tab., 4 Taf.; Stuttgart.

– – (1987): Die Kreideammoniten der Nördlichen Kalkalpen. - Zitteliana, **15**: 3-163, 5 Abb., 19 Tab., 14 Taf.; München.

JABLONSKI, D. & BOTTJER, D. J. (1983): Soft-bottom epifaunal suspension-feeding assemblages in the Late Cretaceous. Implications for the evolution of benthic paleocommunities. - In: TEVESZ, M. J. S. & MCCALL, P. L. (eds.): Biotic interactions in Recent and fossil benthic communities. - 747-812, 12 Abb., 2 Tab.; New York.

JAGER, M. (1983): Serpulidae (Polychaeta, Sedentaria) aus der norddeutschen höheren Oberkreide - Systematik, Stratigraphie, Ökologie. - Geol. Jb., **A 68**: 3-219, 7 Abb., 15 Tab., 16 Taf.; Hannover.

JOURDY, E. (1924): Histoire naturelle des Exogyres. - Ann. Paléont., **13**: 104 S., Taf.1-11; Paris.

KAEVER, M., OEKENTORP, K. & SIEGFRIED, P. (1974): Fossilien Westfalens, 1, Invertebraten der Kreide. - 2. Aufl., Münstersche Forsch. Geol. Paläont., **33/34**: 364 S., 8 Abb., 6 Tab., 67 Taf.; Münster.

KAUFFMAN, E.G. (1973): Cretaceous Bivalvia. - In: HALLAM, A. (Ed.): Atlas of Palaeobiogeography. - 353-383, 10 Abb.; Amsterdam.

– – (1976a): British middle Cretaceous inoceramid stratigraphy. - Ann. Mus. Hist. Nat. Nice, **IV** (IV): 1-12, 3 Tab.; Nizza.

– – (1976b): An Outline of Middle Cretaceous marine history and Inoceramid biostratigraphy in the Bohemian Basin, Czechoslovakia. - Ann. Mus. Hist. Nat. Nice **IV** (XIII): 1-12, 5 Taf.; Nizza.

– – (1978): Evolutionary rates and patterns among Cretaceous Bivalvia. - Phil. Trans. R. Soc. Lond., **B285**:, 277-304, 7 Abb.; London.

KELLER, S. (1982): Die Oberkreide der Sack-Mulde bei Alfeld (Cenoman - Unter-Coniac). Lithologie, Biostratigraphie und Inoceramen. - Geol. Jb., **A 64**: 3-171, 61 Abb., 2 Tab., 8 Taf.; Hannover.

KELLY, S. R. A. (1984): Bivalvia of the Spilsby Sandstone and the Sandringham Sands (late Jurassic - early Cretaceous) of eastern

England. Part I. - Monogr. Paleontogr. Soc. London, **137**: 1-94, Taf. 1-20; London.

Kockel, C. W., Richter, M. & Steinmann, H. G. (1931): Geologie der Bayerischen Berge zwischen Lech und Loisach. -231 S., 57 Abb., 17 Taf.; Innsbruck (Dt. u. Österr. Alpenverein).

Kollmann, H. A. (1965): Acteonellen (Gastropoda) aus der Ostalpinen Oberkreide. - Ann. Naturhist. Mus. Wien, **68**: 243-262, 2 Abb., Taf. 1-4; Wien.

– – (1967): Die Gattung *Trochactaeon* in der ostalpinen Oberkreide. Zur Phylogenie der Acteonellidae. - Ann. Naturhist. Mus. Wien, **71**: 199-261, 7 Abb., 9 Taf.; Wien.

– – (1976): Gastropoden aus den Losensteiner Schichten der Umgebung von Losenstein (Oberöstereich). 1.Teil: Euthyneura und Prosobranchia 1 (Neogastropoda). - Ann. Naturhist. Mus. Wien, **80**: 163-206, 1 Abb., 7 Taf.; Wien.

– – (1978): Gastropoden aus den Losensteiner Schichten der Umgebung von Losenstein (Oberöstereich). 2.Teil: Naticidae, Colombellinidae, Aporrhaidae, Ceritellidae, Epitoniidae (Mesogastropoda). - Ann. Naturhist. Mus. Wien, **81**: 173-201, 5 Taf.; Wien.

– – (1979): Gastropoden aus den Losensteiner Schichten der Umgebung von Losenstein (Oberöstereich). 3.Teil: Cerithiacea (Mesogastropoda). - Ann. Naturhist. Mus. Wien, **82**: 11-51, 2 Abb., 6 Taf.; Wien.

– – (1982): Gastropoden aus den Losensteiner Schichten der Umgebung von Losenstein (Oberöstereich). 4. Teil: Archaeogastropoda und allgemeine Bemerkungen zur Fauna. - Ann. Naturhist. Mus. Wien, **84A**: 13-56, 1 Tab., 7 Taf.; Wien.

Kouyoumontzakis, G. (1989): Les Nerineidae Zittel 1873 (Gastropoda, Ctenobranchia) du Crétacé supérieur sur le pourtour mediteterranéen; révision systematique et paléobiogéographie. - Geologie Mediterranéenne, Tome **16** (1): 17-45, 6 Fig., 1 Taf.; Marseille.

Kowalke, T. & Bandel, K. (1996): Systematik und Palökologie der Küstenschnecken der nordalpinen Brandenberg-Gosau (Oberconiac / Santon) mit einem Vergleich zur Gastropodenfauna des Maastrichs des Trempbeckens (Südpyrenäen / Spanien). - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **36**: 15-72, 10 Taf.; München.

Kruse, G. (1964): Über eine Albfauna aus dem Tennbodenbach bei Niedernfels zwischen Kampenwand und Achetal (Chiemgauer Alpen). - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **4**: 93-106, 3 Abb.; München.

Lamarck, J. B. de (1815-1822): Histoire naturelle des animaux sans vertèbres; Paris.

Leymerie, M.A. (1842): Suite du mémoire sur le terrain Crétacé du Département de l'Aube. - Mém. Soc. Géol. France, **5** (1): 1-34, 13 Taf.; Paris.

Lommerzheim, A. (1979): Monographische Bearbeitung der Serpulidae (Polychaeta, Sedentaria) aus dem Cenoman (Oberkreide) am Südwestrand des Münsterländer Beckens. - Decheniana, **132**: 110-195, 17 Abb.; Bonn.

Malchus, N. (1990): Revision der Kreide-Austern (Bivalvia: Pteriomorphia) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik). - Berliner Geowiss. Abh., **A 125**: 231S., 35 Abb., 17 Tab., 27 Taf.; Berlin.

Malchus, N., Dhondt, A. V. & Tröger, K.-A. (1994): Upper Cretaceous bivalves from the Glauconie de Lonzée near Gembloux (SE Belgium). - Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belgique, Sci. Terre, **64**: 109-149, 5 Abb., 6 Taf.; Bruxelles.

Mamedzade, R. N. (1987): Contribution to the ecology of the Upper Cretaceous bivalves of Little Caucasus. - Acta Geol. Hungarica, **3** (1-2): 93-98; Budapest.

Mantell, G. (1822): The fossils of the South Down; or illustration of the Geology of Sussex. - 327 S., 42 Taf.; London

Mathéron, P. (1843): Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du Département des Bouches du Rhône et lieux circonvoisins. - Répertoire Trav. Soc. statistique Marseille, **6**: 269 S., 41 Taf.; Marseille.

McAlcester, A. L. & Rhoades, C. F. (1967): Bivalves as bathymetric indicators. - Marine Geology, **5**: 383-388, 2 Abb., Amsterdam.

McKerrow, W. S. (Ed.) (1978): The ecology of fossils, an illustrade guide. - 383 S., 125 Abb.; London.

Moore, R. C. (Ed.) (1969): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N1 and 2, Mollusca 6 Bivalvia: N1-N952; Boulder.

– – (1971): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N3, Mollusca 6 Bivalvia: N953-N1224; Boulder.

Mount, J. (1985): Mixed siliclastic and carbonate sediments: a proposed first-order textural and compositional classification. - Sedimentology, **32**: 435-442, 3 Abb.; Oxford

Muller, G. (1898): Die Molluskenfauna des Untersenon von Braunschweig und Ilsede. 1. Lamellibranchiaten und Glossophoren. - Abh. Preuss. Geol. L.-A., N. F., **25**: 142 S., 18 Abb., 18 Taf. (Atlas); Berlin.

Müller, J. (1851): Monographie der Petrefacten der Aachener Kreideformation. - 2. Abt., 88 S., 4 Taf.; Bonn.

Müller, K. (1973): Das „Randcenoman" der Nördlichen Kalkalpen und seine Bedeutung für den Ablauf der ostalpinen Deckenüberschiebung und ihrer Schubweiten. - Geol. Rdsch., **62**: 54-96, 6 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Muster, H. (1995): Taxonomie und Paläobiogeographie der Bakevelliidae (Bivalvia). - Beringeria, **14**: 3-161, 88 Abb., 10 Tab., 17 Taf.; Würzburg.

Nilsson, S. (1827): Petrefacta Suecana formationis cretacea, descripta et iconibus illustrata. - 1-39, Taf. 1-10; Lund.

Noda, M. (1988): A note on *Inoceramus tenuistriatus* Nagao et Matsumoto (Bivalvia) from the upper Turonian (Cretaceous) of Japan. - Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S., **151**: 582-600, 9 Abb.; Tokyo.

Noth, L. (1926): Der geologische Aufbau des Hochfelln - Hochkienberggebietes. - N. Jb. Min. Geol. Paläontol. Beil. Bd., **53**: 409-510, 3Abb., Taf. 10-11; Stuttgart.

Noetling, F. (1885): Die Fauna der baltischen Cenoman-Geschiebe. - Paläont. Abh., **2**: 199-247, Taf. 16-23; Berlin.

d'Orbigny, A. (1843-47): Paléontologie Française. Terrains Crétacés, 3: Lamellibranches.- 807 S., Taf. 237-489; Paris.

– – (1842-1843): Paléontologie Française. Terrains Crétacés, 2: Gastropoda. - 456 S., Taf. 149-236; Paris.

– – (1850): Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonées. II. Bivalvia cretacica; Paris.

Pan, H.-Z. (1990): Late Cretaceous gastropod dominated communities of the Western Tarim Basin, Southern Xinjiang, China. - Lethaia, **23** (3): 273 - 289, 12 Abb., 6 Tab.; Oslo.

Parona, C. F. (1909): La Fauna coralligena del Cretaceo dei Monte d'Ocre. - Mem. serv. desc. carta geol. It., **7**: 242 S., 1 geol. Kt., 28 Taf.; Rom.

Pergament, M. A. (1966): Zonale Stratigraphie und Inoceramen der unteren Oberkreide der pazifischen Küste der UDSSR (in russ.). - Trudy Akad. Nauk. SSSR, Geol. Inst., **146**: 83 S., 18 Abb., 36 Taf.; Moskau.

Peron, A. (1877): Observation sur la fauna des Calcaires à Echinides de Rennes-les-Bains et sur quelques Fossiles du terrain crétacé supérieur. - Bull. Soc. géol. Fr., **5**: 499-535, Taf. 7, Fig. 1-6; Paris.

Pictet, F. & Campiche, G. (1861-64): Description des fossiles du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix. - Mat. Pal. Suisse, 3ème sér., **2**, 752 S., Taf. 44-98; Genf.

– – (1864-67): Description des fossiles du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix. - Mat. Pal. Suisse, 3ème sér., **3**: 558 S., 89 Taf.; Genf.

– – (1868-71): Description des fossiles du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix. - Mat. Pal. Suisse, 3ème sér., **4**: 352 S., 194 Taf.; Genf.

Rahman, A. (1967): Die Gastropoden der Oberkreide (Ober-Cenoman) von Hölzelsau bei Niederndorf in Tirol. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **7**: 23-134, 15 Abb., Taf. 3-5; München.

Reading, H. G. (1986): Sedimentary environments and facies. - 2. Aufl., 615 S.; Oxford (Blackwell).

Regenhardt, H. (1961): Serpulidae (Polychaeta, Sedentaria) aus der Kreide Mitteleuropas, ihre ökologische, taxonomische und stratigraphische Bewertung. - Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, **30**: 5-15, 5 Abb., 1 Tab., Taf. 1-9; Hamburg.

REINECK, H. E. (1984): Aktuogeologie klastischer Sedimente. - 348 S., 250 Abb., 12 Tab.; Frankfurt.

REUSS, A. E. (1845-1846): Die Versteinerungen der Böhmischen Kreideformation. - **I**: 58 S., 13 Taf.; **II**: 48 S., Taf.14-51; Stuttgart.

– – (1854): Beiträge zur Charakteristik der Kreideschichten in den Ostalpen, besonders im Gosauthale und am Wolfgangsee. - Denkschr. K. Akad. Wiss., Math. naturw. Cl., **7**: 1-156, 31 Taf.; Wien.

ROCHOW, H. v. (1983): Zur Geologie und Paläontologie des mittleren Ammergebirges um Linderhof (Bayerische Kalkalpen) mit feinstratigraphischen und palökologischen Untersuchungen der Branderfleckschichten (Cenoman - Coniac). - Dipl.-Arb. Univ. München, 3+137 S., 42 Abb., 1 Tab., 12 Taf., 6 Anl.; München.

ROEMER, F. A. (1841): Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges. - 145 S., 16 Taf.; Hannover.

SCHENK, V. (1970): Zur Gastropodenfauna und Biofazies der mittleren Gosau von Brandenberg in Tirol. - Diss. Univ. München, 197 S., 19 Abb., 1 Falttaf. im Text, 3 Taf.; München.

SCHLOSSER, M. (1904): Neue Funde von Versteinerungen der oberen Kreide in den Nordalpen. - Cbl. Mineral. etc., **1904**: 654-658, 1 Abb.; Stuttgart.

– – (1910): Zur Geologie des Unterinntals. - Jb. Geol. R. A., **59**: 525-574; Wien.

– – (1924): Die Cenomanfauna der Bayerischen Alpen. - Cbl. Mineral. etc., **1924**: 82-95; Stuttgart.

SCHLOTHEIM, E. F. VON (1813): Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. - Min. Taschenbuch, **7**: 3-134, Frankfurt a. M.

– – (1820): Die Petrefactenkunde. - 437 S.; Gothenburg (Becker).

SCUPIN, D. (1912-13): Die Löwenberger Kreide und ihre Fauna. - Palaeontographica, Suppl., **6**: 276 S., 15 Taf.; Stuttgart.

SEDGWICK, R. A. & MURCHISON, R. J. (1831): A sketch of the structure of the eastern Alps. - Trans. geol. Soc., 2.ser., **3**: 301-420, Taf. 35-40; London.

SMETTAN, K. (1990): Geologisch-Paläontologische Untersuchungen in der Fahrenbergmulde (Bayerische Nördliche Kalkalpen) unter besonderer Berücksichtigung der Kreidesedimente und ihrer Makrofauna. - Unveröff. Dipl.-Arb. Univ. München, V+210 S., 46 Abb., 3 Tab., 8 Taf., 8 Beil.; München.

SÖHLE, U. (1897): Geologische Aufnahme des Labergebirges bei Oberammergau mit besonderer Berücksichtigung des Cenomans in den bayerischen Alpen. - Geognost. Jh., **9**: 1-66, 5 Abb., Taf. 1-8, 1 Kt., 1 Profiltaf.; München.

SOHL, N. F. (1987): Cretaceous gastropods: contrasts between Tethys and the temperate provinces. - J. Paleontol., **61** (6): 1085-1111, 11 Abb.; Washington.

SOHL, N. F. & KOLLMANN, H. A. (1985): Cretaceous acteonellid gastropods from the Western Hemisphere. - U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, **1304**: 104 S., 45 Abb., 23 Taf.; Washington.

SORNAY, J. (1965): La faune d'Inocérames du Cénomanien et du Turonien inférieur du Sud-Ouest de Madagascar. - Ann. Paléont., Invert., **50**: 3-18, 7 Abb., Taf. A-C; Paris.

– – (1978a): Biostratigraphie des Inocérames du Cénomanien français. - Geol. Mediterr., **5** (1): 199-204, 2 Tab.; Paris.

– – (1978b): Precisions paléontologiques et stratigraphiques sur divers Inocérames cénomaniens et, en particulier, sur ceux de la Sarthe figurés par E. GUERANGER en 1867. - Geobios, **11** (4): 505- 515, 2 Taf.; Lyon.

– – (1981): Inocérames. - Cretaceous Research, **2**: 417-425, 5 Abb.; London.

SOWERBY, J. & SOWERBY, J. DE C. (1812-1846): The Mineral Conchology of Great Britain. - 7 volumes; London.

STANLEY, S. M. (1970): Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). - Mem. Geol. Soc. America, **125**: 296 S., 46 Abb., 40 Taf.; Boulder.

STEINBERG, V. (1980): Geologische Kartierung im Roß- und Buchstein-Schönberg-Gebiet, Bayer. Alpen, unter besonderer Berücksichtigung der Mikrofazies und Feinstratigraphie des Jura und der Kreide. - Unveröff. Dipl.-Arb. Univ. München, 140 S., 34 Abb., 14 Taf., 1 geol. Kte.; München.

STOLICZKA, F. (1871): Cretaceous fauna of Southern India. - Mem. geol. Surv. India, Palaeontologica India, **3**: 537 S., 50 Taf.; Calcutta.

TAPASAWI, P. M. (1978): Palaeoecology of the Upper Cretaceous of Trichinopoly District, South India, with references to Bivalvia. - Recent Research Geol., **4**: 261-266; New Delhi.

THOMEL, M. G. et al. (1973): Atlas paléobiogéographique du Cénomanien des Chaines Subalpines Meridionales. - Ann. Mus. Hist. Nat. Nice, suppl. **1**: 29-48, 3 Tab.; Nizza.

TRÖGER, K. A. (1967): Zur Paläontologie, Biostratigraphie und faziellen Ausbildung der unteren Oberkreide (Cenoman - Turon). Teil I: Paläontologie und Biostratigraphie der Inoceramen des Cenomans bis Turons Mitteleuropas. - Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol., **12**: 13-207, 31 Abb., 14 Taf., 43 Anl.; Dresden.

– – (1981): Zu Problemen der Biostratigraphie der Inoceramen und der Untergliederung des Cenomans und Turons in Mittel- und Osteuropa. - Newsl. Stratigr., **9** (3): 139-156, 8 Abb.; Stuttgart.

– – (1990): Problems of Upper Cretaceous Inoceramid biostratigraphy and paleobiogeography in Europe and Western Asia. - in WIEDMANN J. (Ed.), Cretaceous of the western Tethys. Proceedings 3rd. International Cretaceous Symposium, Tübingen 1987: 911-930, 8 Abb.; Stuttgart.

VOKES, H. E. (1980): Genera of Bivalvia: A systematic and bibliographic catalogue (revised and updated). - XXVII+307 S.; Ithaca.

WEIDICH, K. F. (1982): Feinstratigraphie, Taxonomie planktonischer Foraminiferen und Palökologie der Foraminiferen-Gesamtfauna der kalkalpinen tieferen Oberkreide (Untercenoman - Untercampan) der Bayerischen Kalkalpen. - Diss. Univ. München, I-V, 1-275, 54 Abb., 10 Tab., 22 Taf.; München.

– – (1984a): Über die Beziehung des „Cenomans" zur Gosau in den Nördlichen Kalkalpen und ihre Auswirkungen auf die paläogeographischen und tektonischen Vorstellungen. - Geol. Rdsch., **73**: 517-566, 11 Abb.; Stuttgart.

– – (1984b): Stratigraphie der Branderfleckschichten (Untercenoman - Untercampan) in den Bayerischen Kalkalpen. - Schriftenr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss., **7**: 221-261, 13 Abb., 4 Taf.; Wien.

WEINZETTL, V. (1910): Gastropoda Ceského Kridového ,Utvaru. - Palaeontographica Bohemiae, **8**: 56 S., 7 Taf.; Prag.

WENZ, W. (1938-44): Gastropoda, in: SCHINDEWOLF, O. H. (Hrsg.) : Handbuch der Paläozoologie **6** (1): 1639 S., 4211 Abb.; Berlin.

WERNER, W. (1986): Palökologische und biofazielle Analyse des Kimmeridge (Oberjura) von Consolaçao, Mittelportugal. - Zitteliana, **13**: 109 S., 18 Taf.; München.

WINKLER, W. (1988): Mid- to Early Late Cretaceous Flysch and Melange Formations in the Western Part of the Eastern Alps. Palaeotectonic Implications.- Jb. Geol. B. A., 131: 341-389, 20 Abb., 9 Tab.; Wien.

WOLFF, H. (1968): Die tiefe Oberkreide (Cenoman -Turon) von Regau im Östlichen Wendelstein-Gebiet (Bayerische Alpen). - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **8**: 309-322; München.

– – (1970): Gastropodenfauna und Biotope des Oberalb (+ Vraconnien) vom Tennboden (Bayerische Alpen - Chiemgau). - Diss. Univ. München, 208 S., 21 Abb., 7 Taf.; München.

– – (1985): Geologische Karte von Bayern 1 : 25 000, Erläuterungen zum Blatt Nr. 8338 Bayrischzell. - 190 S., 46 Abb., 4 Tab., 2 Anl.; München.

WOLFF, H. & SCHENK, V. (1972): Zur Taxonomie, Phylogenie und Paläogeographie von *Ampullina* (*Pseudamaura*) (Naticidae, Gastropoda) in der Kreide. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **140**: 232-254, 5 Abb.; Stuttgart.

WOODS, H. (1899-1913): A Monograph of the Cretaceous Lamellibranchia of England. - Monogr. Palaeontogr. Soc., **I** (1899-1903): 232 S., 7 Abb., 42 Taf.; **II** (1904-1913): 473 S., 252 Abb., 52 Taf.; London.

ZEIL, W. (1954): Geologie der Alpenrandzone bei Murnau in Oberbayern. - Geologica Bavarica, **20**: 89 S., 5 Abb., 9 Taf., 3 Beil.; München.

– – (1955): Die Kreidetransgression in den Bayerischen Kalkalpen zwischen Iller und Traun. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **103**: 375-412, 8 Abb., Taf. 17-19; Stuttgart.

ZIEGLER, V. (1984): Family Serpulidae (Polychaeta, Sedentaria) from the Bohemian Cretaceous basin. - Sborník, Narodního Muzea v Praze, **39B** (4): 213-254, 8 Taf.; Prag.

ZILCH, A. (1959-60): Gastropoda - in: SCHINDEWOLF, O. H. (Hrsg.): Handbuch der Paläozoologie, **6** (2): 834 S., 2515 Abb.; Berlin.

ZITTEL, K. (1865-1866): Die Bivalven der Gosaugebilde der nordöstlichen Alpen. Ein Beitrag zur Charakteristik der Kreideformation in Österreich. - Denkschr. Akad. Wiss. math.-nat. Kl., 1. Teil: **24** (2): 105-177, 10 Taf.; 2. Teil: **25** (2): 77-198, 4 Abb., 5 Tab., Taf. 11-27; Wien.

Zitteliana	21	159–190	8 Tafeln	München, 1. 10. 1997	ISSN 0373-9627

Kreide-Ammoniten aus dem iranischen Teil des Koppeh-Dagh (NE-Iran)

Von

HARALD IMMEL, KAZEM SEYED-EMAMI & ABBAS AFSHAR-HARB

Mit 3 Abbildungen, 1 Tabelle und 8 Tafeln

KURZFASSUNG

In dieser Arbeit wird erstmals eine Gesamtübersicht über die Kreideammoniten des iranischen Koppeh-Dagh (NE-Iran) gegeben. Insgesamt werden 30 Gattungen mit 55 Arten beschrieben bzw. angeführt. Ferner wird ihre fazielle und stratigraphische Verbreitung angegeben.

Die Analyse der Fauna erlaubt eine neue stratigraphische Einstufung der mittelkretazischen Formationen des Koppeh-Dagh. Deren Grenzen verlaufen - entgegen bisheriger Ansichten - deutlich diachron.

Biogeographisch nimmt der iranische Koppeh-Dagh eine vermittelnde Position ein zwischen dem nördlicheren Teil Transkaspiens wie dem Mangyshlak und dem Zentraliran. Gemeinsam mit den beiden zuletzt genannten Regionen gehört der Koppeh-Dagh während der Kreidezeit dem nördlichen (borealen) Rand der Tethys an, wobei er aber stets eine gewisse Selbständigkeit aufweist. Die schrittweise Angleichung der Fauna stimmt mit modernen plattentektonischen Vorstellungen überein.

ABSTRACT

The paper reviews in detail the Cretaceous ammonites of the Iranian Koppeh-Dagh (NE-Iran). 30 genera and 55 species are described or cited, and their facial and stratigraphic context is stated.

The ammonites indicate new stratigraphic ages of the mid-Cretaceous formations of the Koppeh-Dagh. The boundaries are - contrary to earlier opinions - distinctly diachronous.

Biogeographically the Koppeh-Dagh occupied an intermediate position between the northern part of Transcaspia, for example the Mangyshlak, and Central Iran. In Cretaceous time they all belonged to the northern or boreal margin of the Tethys, whereby the Koppeh-Dagh at all times showed some degree of independence. The step-by-step alignment of the faunas is in agreement with modern plate-tectonic models.

DANK

Die in dieser Arbeit beschriebenen Ammoniten wurden im Rahmen eines gemeinsamen Forschungsprojektes der Universität Tehran und der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Frühjahr 1993 im Koppeh-Dagh aufgesammelt. Logistisch wurde die Geländetätigkeit in hervorragender Weise vom Geological Survey of Iran, speziell von seiner Arbeitsgruppe des Treatise on the Geology of Iran organisiert. Bei den Geländeaufsammlungen halfen die beiden Dipl.-Geologen MOHAMMADBAGHER JAAFARIAN und MAHMOOD MAJIDIFAR, beide vom Geological Survey of Iran.

Die paläontologische Bearbeitung des Materials erfolgte am Institut für Paläontologie und Historische Geologie der

Prof. Dr. HARALD IMMEL, Universitäts-Institut für Paläontologie und Historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10/II, D-80333 München
Prof. Dr. KAZEM SEYED-EMAMI, University of Tehran, Faculty of Engineering, P. O. Box 11365-4563, Tehran/Iran
Dr. ABBAS AFSHAR-HARB, National Iranian Oil Company, Geological Division, P. O. Box 11394, Tehran/Iran

Universität München, dessen Leiter Prof. Dr. D. HERM einem von uns (K. S.-E.) einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte. Einzelne Stücke wurden von Herrn E. SCHMIEJA präpariert, die photographischen Aufnahmen von Herrn F. HÖCK durchgeführt, die Abbildungen zeichnete Herr K. DOSSOW (alle München). Allen genannten Personen und Institutionen sei an dieser Stelle herzlich für ihre Unterstützung und Mithilfe gedankt.

Schließlich danken wir sehr der ALEXANDER VON HUMBOLDT-Stiftung für die langjährige Unterstützung eines der Autoren (K. S.-E.) und für die Übernahme des Großteils der Druckkosten.

1. GEOLOGISCHE ÜBERSICHT

Der iranische Koppeh-Dagh umfaßt ein über 50.000 qkm großes Gebiet im Nordosten des Landes. Seine natürliche Fortsetzung findet er im Norden in Turkmenistan, in dessen Anteil am Koppeh-Dagh etwa die gleichen geologischen Verhältnisse herrschen. Im Süden grenzt der Koppeh-Dagh an den Alborz und dessen östliche Fortsetzung, die Binalud-Gebirge. Die Grenze verläuft etwa entlang der Straße Gonbad-Mashad.

Abb. 1 zeigt eine vereinfachte geologische Übersicht des iranischen Koppeh-Dagh. Sie beruht in erster Linie auf den ausführlichen Kartierungen von AFSHAR-HARB, der in über 30-jähriger Tätigkeit nahezu den gesamten iranischen Koppeh-Dagh geologisch aufgenommen hat. Seine Untersuchungen fanden im Auftrag der ehemaligen Iran Oil und späteren National Iranian Oil Company (NIOC) statt. Außer in zahlreichen internen Berichten sind seine Ergebnisse auch in einer umfangreichen Dissertation niedergelegt (AFSHAR-HARB 1979). Eine überarbeitete und auf den neuesten Stand gebrachte Fassung derselben ist vor kurzem im Rahmen des Projekts „Treatise on the Geology of Iran" erschienen (AFSHAR-HARB 1994).

Ältere Gesteine (Paläozoikum - Trias) finden sich nur untergeordnet am Südrand des Koppeh-Dagh. Der Hauptteil des Gebirges wird von jurassischen und kretazischen Serien aufgebaut. Abb. 2 zeigt im Ausschnitt einen Teil dieser Serien, vom höchsten Jura (Tithon) bis in die Oberkreide (Turon). Die Einheiten des Koppeh-Dagh werden dabei mit denen der anderen großen tektonischen Einheiten des Iran verglichen. Zweifellos bestehen die größten Ähnlichkeiten zum Zentraliran, etwa was die Orbitolinenkalke des Barrême oder die Mergel des Apt/Alb betrifft. Trotzdem besitzt der Koppeh-Dagh auch eine durchaus eigenständige fazielle Entwicklung, z. B. was das frühe Einsetzen der sandigen Entwicklung mit der Aitamir-Formation angeht.

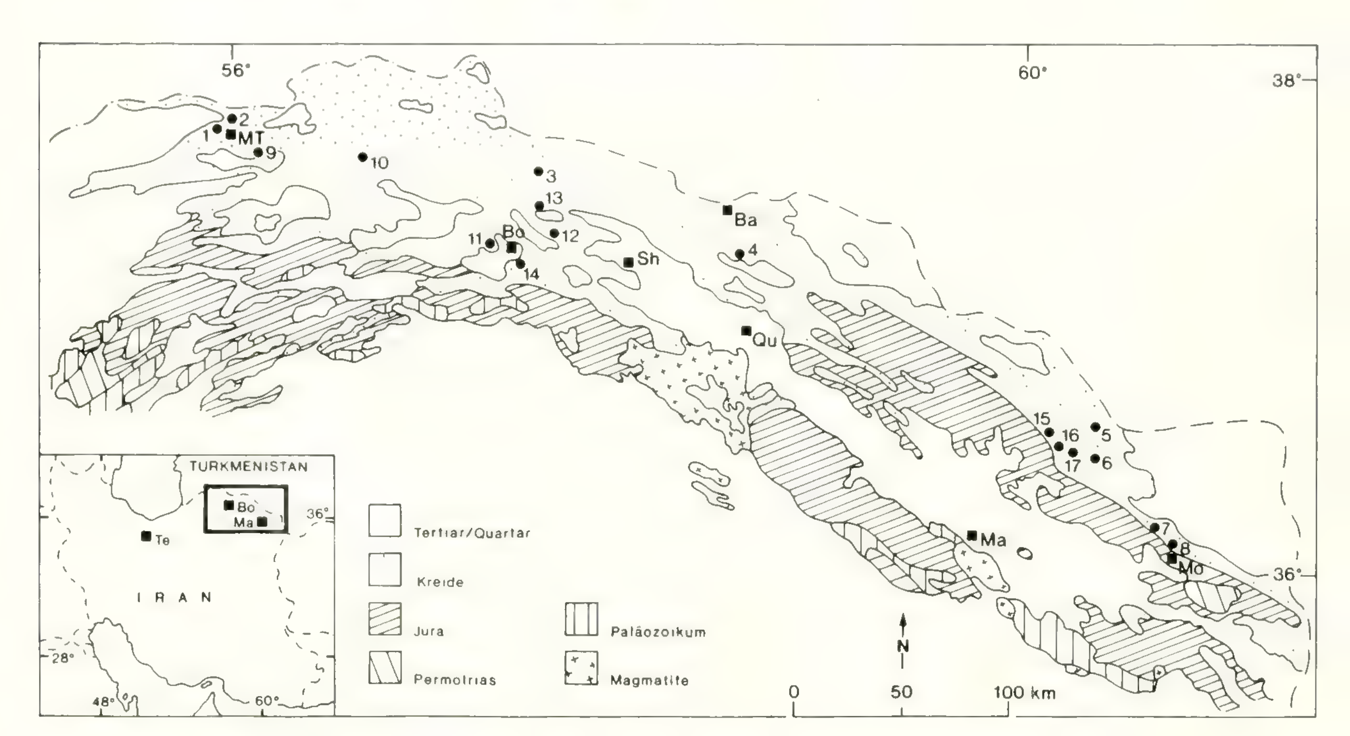


Abb. 1: Geologische Kartenskizze des iranischen Koppeh-Dagh mit Lage der beprobten Profile (1-17). Vereinfacht nach: Geological Map of Iran 1 : 2.500.000, zusammengestellt von A. HAGHIPOUR & A. AGHANABATI, Tehran 1985.

Orte: Ba = Bajgiran, Bo = Bojnurd, Ma = Mashad, Mo = Mozduran, MT = Maraveh Tappeh, Qu = Quchan, Sh = Shirvan, Te = Tehran.

Profile: 1 = Dasht-e-Tarik, 2 = Pashayol, 3 = Darreh-Chenar, 4 = Sharak, 5 = Sanganeh, 6 = Darghaz, 7 = Abderaz, 8 = Mozduran, 9 = Takal-Kuh, 10 = Donghuz-Dagh, 11 = Bidak, 12 = Sheikh, 13 = Kuh-e-Komer, 14 = Shahtigh, 15 = Taherabad, 16 = Amirabad, 17 = Taherabad-e-Turk.

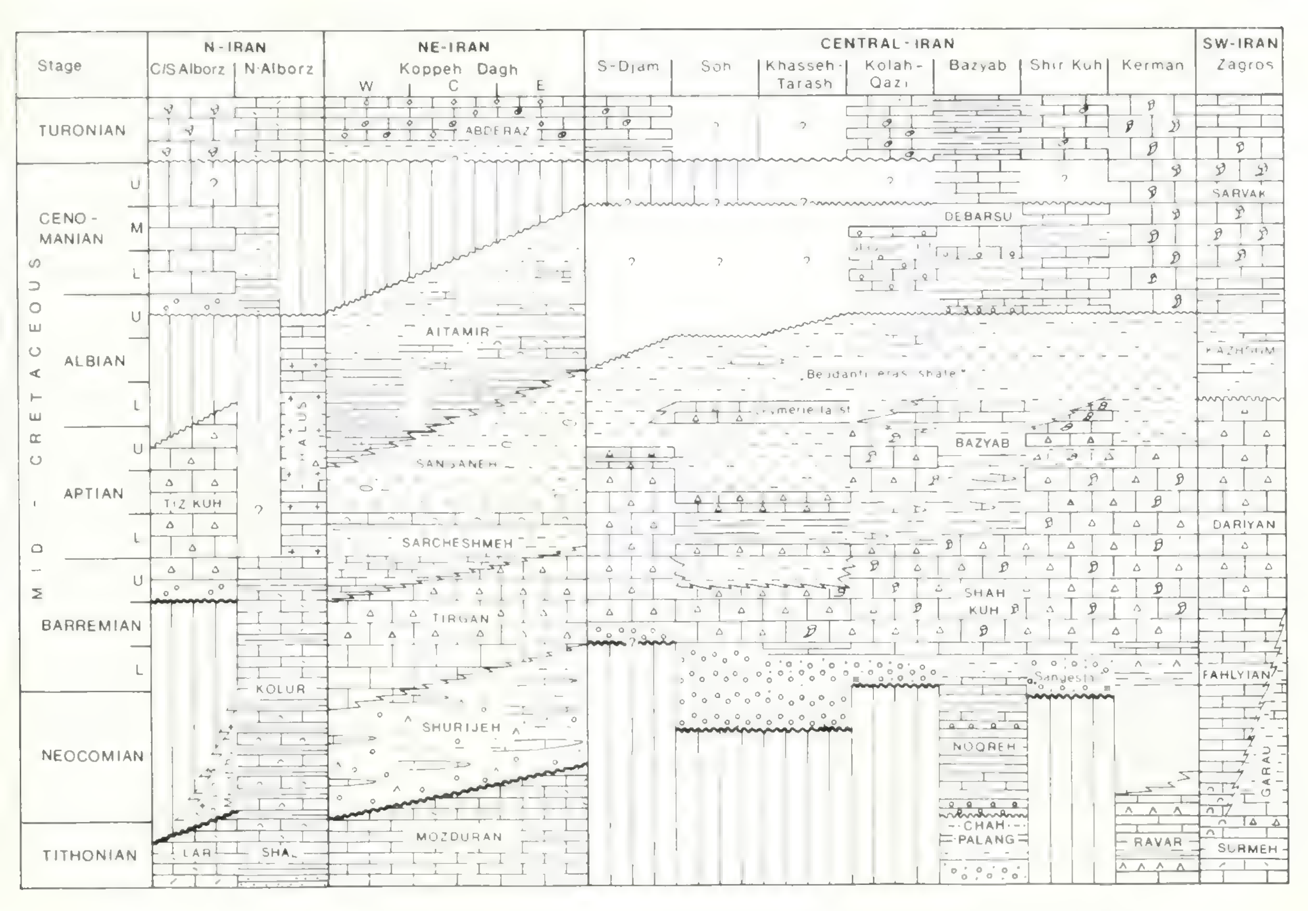


Abb. 2: Stratigraphisch-fazielle Übersicht der Ablagerungen und Formationen des Irans im Zeitraum Tithon - Turon (oberster Jura - höhere Kreide). Legende: siehe unten.

- Schieferton mit Konkretionen
- sandig-glaukonitischer Schieferton
- Mergel
- Sandsteine, Konglomerate
- glaukonitischer Schillkalk
- Calpionellen-Kalk
- Orbitolinen-Kalk
- Rudisten-Kalk
- Inoceramus-Kalk
- sandig-glaukonitischer Kalk
- pelagischer Kalk
- Chalk-Kalk
- Kalk mit Schwammnadeln
- Gips, Anhydrit
- Vulkanite
- orogene Bewegungen
- epirogene Bewegungen
- Faziesverzahnung
- Hiatus

Im folgenden sollen kurz die marinen Formationen charakterisiert werden, die in Abb. 2 unter dem Begriff der mittleren Kreide (Barrême - Cenoman) zusammengefaßt sind.

Tirgan-Formation

Sie besteht aus grauen bis dunkelgrauen - z. T. oolitisch bis bioklastisch ausgebildeten - Kalken mit einzelnen mergeligen Lagen. Morphologisch tritt die Tirgan-Formation meist als kliffbildende Einheit hervor. Ihre Mächtigkeit schwankt von über 700 m im zentralen Teil des Koppeh-Dagh bis zu 300 m im Westen. Gegen Osten nimmt die Mächtigkeit ebenfalls ab, östlich des Mozduran-Passes beträgt sie nur mehr 30-40 m. Die Tirgan-Formation enthält neben häufigen Orbitolinen eine Anzahl benthonischer Kleinforaminiferen (Kalantari 1969: 113-114). Ammoniten sind sehr selten. Im Zusammenhang mit dieser Arbeit wurde nur ein einziger Vertreter von *Paraspiticeras percevali* (Uhlig 1883) gefunden. Stratigraphisch gehört die Tirgan-Formation ins Barrême, kann aber lokal auch Teile des Hauterive und des unteren Apts umfassen.

Sarcheshmeh-Formation

Sie wird in erster Linie aus monotonen, hellgrauen, kalkigen Mergeln aufgebaut, die gelblich anwittern. Innerhalb der Formation läßt sich eine untere, stärker mergelige Einheit (Marl member) von einer oberen, stärker tonigen Einheit (Shale member) unterscheiden. Ihre größte Mächtigkeit besitzt die Sarcheshmeh-Formation im Westen des Koppeh-Dagh. Bei der Lokalität Takal-Kuh erreicht sie etwa knapp 1100 m (vgl. Abb. 3, Profil 9). Im zentralen Teil des

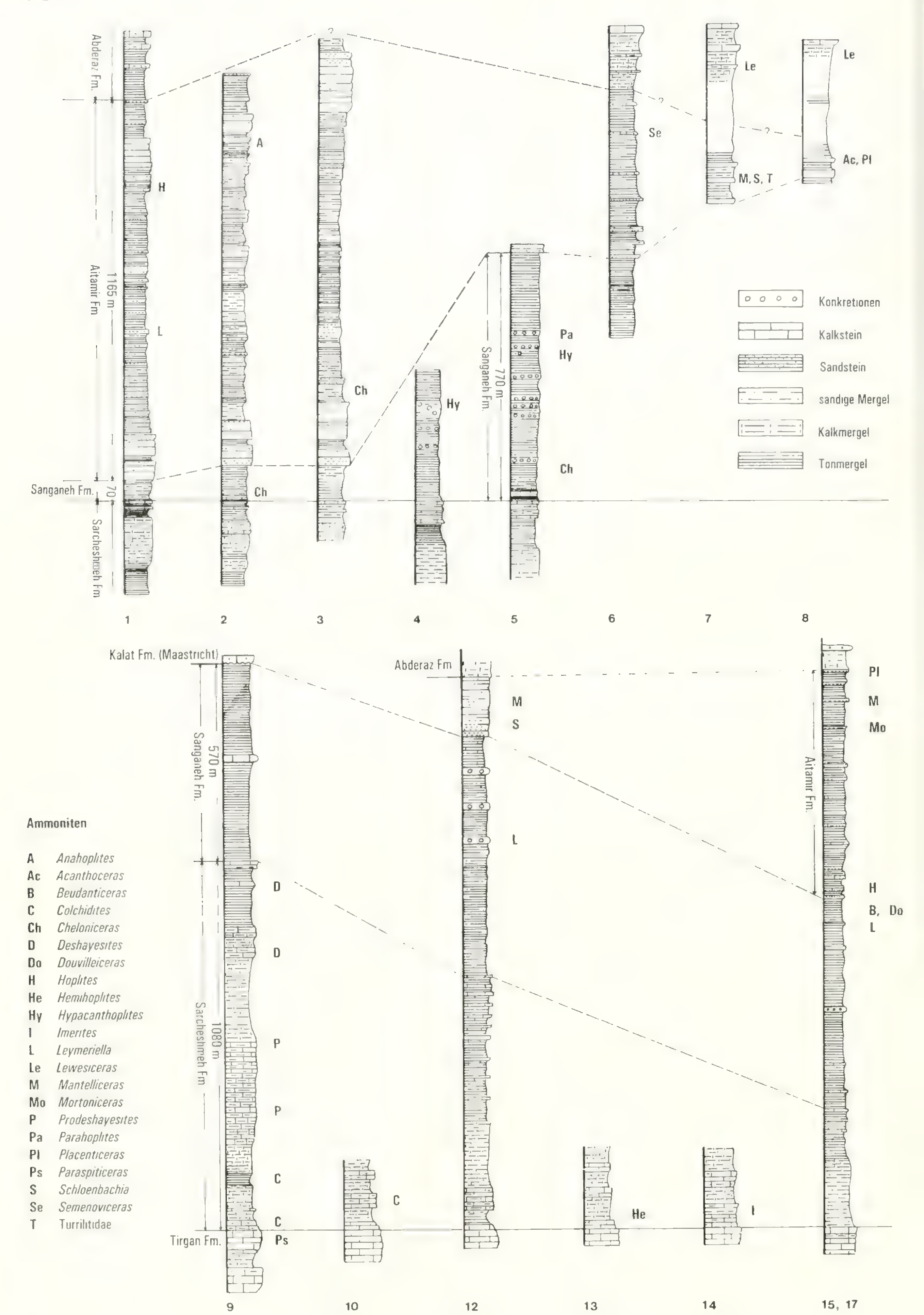


Abb. 3: Lithologische Kreide-Profile im iranischen Koppeh-Dagh, mit Angaben einzelner Ammoniten-Niveaus. Die Nummern der Profile entsprechen denen der Abb. 1. Leicht verändert und ergänzt nach AFSHAR-HARB (1979).

Koppeh-Dagh beträgt die Mächtigkeit nur noch 300 m, um gegen Osten zu noch mehr abzunehmen. Am Mozduran-Paß sind es nur noch 110 m. Die Sarcheshmeh-Formation führt neben einzelnen Orbitolinen und Kleinforaminiferen eine reiche Ammonitenfauna des höheren Barrême und des tieferen Apts.

Sanganeh-Formation

Sie besteht aus einer einheitlichen, dunkelgrauen bis schwarzen Folge von Schiefertonen, die häufig Konkretionen einschließen. Morphologisch tritt die Sanganeh-Formation als niedrige, leicht gewellte Hügellandschaft in Erscheinung, die allein schon durch ihre dunkle Farbe leicht zu erkennen ist. Ihre größte Mächtigkeit erreicht die Sanganeh-Formation mit über 700 m im zentralen und östlichen Koppeh-Dagh. Nach Westen zu nimmt die Mächtigkeit z. T. bis auf 100-150 m ab. Die untere Grenze wird von der letzten Kalkbank mit Austernschill im Top der Sarcheshmeh-Formation gebildet. Die obere Grenze wird von den ersten zusammenhängenden Sandsteinbänken der Aitamir-Formation angezeigt. Neben einer Anzahl z. T. benthonischer Foraminiferen enthält die Sanganeh-Formation eine Reihe teilweiser großwüchsiger Ammoniten, die stratigraphisch den Zeitraum vom mittleren Apt bis ins untere Alb umfassen.

Aitamir-Formation

Der tiefere Teil der Aitamir-Formation besteht aus dickbankigen, glaukonitischen und kliffbildenden Sandsteinen (Sandstone member), die nach oben zu in sandig-glaukonitische Schiefertone übergehen (Shale member). Im westlichen Koppeh-Dagh und z. T auch noch im zentralen Bereich kann die Aitamir-Formation eine Mächtigkeit von über 1000 m erreichen (vgl. Abb. 3, Profil 1: Dasht-e-Tarik). Gegen Osten zu nimmt die Mächtigkeit ab. Bei Taherabad (vgl. Abb. 1, Lokalität 15) beträgt sie noch ca. 600 m, am noch weiter östlich gelegenen Mozduran-Paß dagegen nur noch 400 m. Neben pelagischen Foraminiferen enthält die Aitamir-Formation eine Anzahl Ammoniten, die vom oberen Apt bis ins mittlere Cenoman reichen. Die obere Grenze, zu den hellen Schiefertonen und Kalken der Abderaz-Formation, ist von der Lithologie her konform ausgebildet. Faunistisch läßt sich allerdings eine Schichtlücke ausmachen, die mindestens das obere Cenoman und evt. auch Teile des unteren Turons umfaßt (vgl. Abb. 2).

In Abb. 3 sind die meisten der Profile dargestellt, die auf ihre Ammonitenfauna hin untersucht wurden (zur Lage der Profile vgl. Abb. 1). Die detaillierten lithologischen Abfolgen wurden der Arbeit von Afshar-Harb (1979) entnommen und durch die Angabe einzelner Ammoniten-Niveaus ergänzt, die 1993 beprobt wurden.

Die Profile verteilen sich längs der gesamten Erstreckung des Koppeh-Dagh. Sie sind in zwei Streifen angeordnet, einem nördlicheren Streifen (Profile 1-8) und einem etwas südlicher dazu verlaufenden Streifen (Profile 9-17). Klar zu erkennen ist bei dieser Anordnung, daß im nördlicheren Streifen vor allem die jüngeren Formationen ihre größte Verbreitung und Mächtigkeit besitzen, speziell die Aitamir-Formation. Demgegenüber dominieren im südlicheren Streifen die älteren Formationen, insbesondere die Sarcheshmeh-Formation. Dieses Bild ist Ausdruck einer allmählichen Verlagerung der Beckenachse des ehemaligen Ablagerungsraumes in der Zeit von S nach N. Diese Verlagerung der Achse während der mittleren Kreide-Zeit entspricht - längerfristig betrachtet - einer gleichgerichteten Verlagerung, die die räumliche Verteilung der permotriadischen, jurassischen und kretazischen Sedimente im Koppeh-Dagh erklärt.

2. SYSTEMATISCHER TEIL

In diesem Abschnitt werden Vertreter von 30 Gattungen und 55 Arten vorgestellt, die von den zuvor aufgeführten Fundorten stammen (s. a. Tab. 1). Es wurde versucht, eine möglichst umfassende Übersicht zu geben und insbesondere alle vorliegenden Formen zu berücksichtigen, die von stratigraphischem Wert sind. Weitere Untersuchungen werden dieses Bild zweifellos erweitern und verbessern.

Die systematische Anordnung der Fauna folgt dem neuen Kreideammoniten-Treatise von Wright (1996).

Benutzte Abkürzungen und Maßangaben:

D: Gehäusedurchmesser (Werte in mm)

N: Nabelweite (in mm und % des Durchmessers)

Wb: Windungsbreite (in mm und % des Durchmessers)

Wh: Windungshöhe (in mm und % des Durchmessers)

Das Material wird unter den angegebenen Nummern vorläufig in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie in München aufbewahrt.

Ordnung Ammonoidea Zittel, 1884
Unterordnung Ammonitina Hyatt, 1889
Überfamilie Desmocerataceae Zittel, 1895
Familie Desmoceratidae Zittel, 1895
Unterfamilie Beudanticeratinae Breistroffer, 1953
Gattung *Uhligella* Jacob, 1907

Uhligella sp.
(Taf. 1, Fig. 3)

Material: Ein kleines, verdrücktes Exemplar von der Lokalität Taherabad-e-Turk.

Beschreibung und Beziehungen: Das nur mäßig erhaltene Exemplar besitzt einen Durchmesser von knapp 29 mm. Es weist eine mäßig involute Aufrollung auf und besitzt einen hochovalen Windungsquerschnitt mit gerundeter Externseite. Um den Nabel sitzten wulstartige Rippen, die zur Externseite hin ausklingen.

Aufrollung, Querschnitt und Skulptur verweisen auf die Gattung *Uhligella*. Eine artliche Zuordnung läßt die schlechte Erhaltung allerdings nicht zu.

Vorkommen: Das Exemplar stammt aus der oberen Sanganeh-Formation. Es wurde rund 10 m über einem Horizont mit *Leymeriella (Neoleymeriella) regularis* zusammen mit *Beudanticeras* und *Douvilleiceras* gefunden (oberes Unteralb, *mammillatum*-Zone).

Gattung *Beudanticeras* HITZEL, 1902

Beudanticeras sp. ex gr. *B. newtoni* CASEY, 1961
(Taf. 1, Fig. 4)

Material: Über 50 pyritisierte Innenwindungen von der Lokalität Taherabad-e-Turk.

Beschreibung und Beziehungen: Die flach scheibenförmigen involuten Gehäuse erreichen maximal einen Durchmesser von 25 mm und besitzen einen hochovalen Windungsquerschnitt mit gerundeter Externseite. Die Oberfläche ist glatt, bei einigen Exemplaren sind feine falcoide Streifen bzw. ebenso verlaufende Einschnürungen zu erkennen.

Die Innenwindungen lassen keine exakte artliche Zuordnung zu. Der Vergleich mit Material aus dem Zentraliran (vgl. SEYED-EMAMI & IMMEL 1996: 12 f.) läßt aber eine Zugehörigkeit zur Gruppe von *B. newtoni* vermuten.

Vorkommen: Die Stücke stammen aus dem oberen Teil der Sanganeh-Formation und wurden zusammen mit *Douvilleiceras* gefunden (oberes Unteralb, *mammillatum*-Zone).

Familie Pachydiscidae SPATH, 1922
Gattung *Lewesiceras* SPATH, 1939

Lewesiceras peramplum (MANTELL, 1822)
(Taf. 6, Fig. 1, 2)

1981 *Lewesiceras peramplum* (MANTELL, 1822) - KENNEDY & WRIGHT: 495; Abb. 1-2; Taf. 74; Taf. 75, Fig. 1-3, 4-5, 6-7 (mit Synonymie).

Material: Je ein Exemplar von den beiden Lokalitäten Abderaz und Mozduran.

Beschreibung und Beziehungen: Die etwas verdrückten, mäßig evoluten Exemplare besitzen Durchmesser von 210 bzw. knapp 100 mm und zeigen einen hochovalen Querschnitt. Die Skulptur besitzt kräftige Hauptrippen, die am Nabel an umbilikalen Anschwellungen einsetzen und höher auf der Flanke beginnenden Zwischenrippen.

In Aufrollung und Skulpturentwicklung besteht eine ausgezeichnete Übereinstimmung mit dem von KENNEDY & WRIGHT (1981) beschriebenen Material.

Vorkommen: Die Exemplare stammen jeweils aus der Abderaz-Formation und verweisen altersmäßig auf das Turon.

Lewesiceras cf. *asiaticum* ILJIN, 1959
(Taf. 1, Fig. 5)

Material: Ein stark verdrücktes Exemplar von der Lokalität Abderaz.

Beschreibung und Beziehungen: Das Exemplar hat einen Durchmesser von ca. 40 mm besessen und zeigt in Aufrollung und Skulptur eine gute Übereinstimmung mit der Art *L. asiaticum* (vgl. ILJIN 1959: 218; Abb. 10; Taf. 7, Fig. 1; Taf. 8, Fig. 1, 2), die gegenüber *L. peramplum* eine dichtere Berippung aufweist. Der schlechte Erhaltungszustand des iranischen Stückes läßt die Zuordnung allerdings etwas fraglich erscheinen.

Vorkommen: Das Exemplar stammt aus der tieferen Abderaz-Formation und zeigt stratigraphisch das Turon an.

Überfamilie Hoplitaceae DOUVILLÉ, 1890
Familie Hoplitidae DOUVILLÉ, 1890
Unterfamilie Anahoplitinae BREISTROFFER, 1947
Gattung *Anahoplites* HYATT, 1900

Anahoplites daviesi SPATH, 1926
(Taf. 1, Fig. 2)

1953 *Anahoplites daviesi* SPATH - GLAZUNOVA: 81; Taf. 26, Fig. 2, 3 (mit Synonymie).
1971 *Anahoplites daviesi* SPATH - OWEN: Taf. 3, Fig. 8.
?1989 *Anahoplites daviesi* SPATH, 1926a - FÖLLMI: 149; Taf. 12, Fig. 12 (mit Synonymie).

Material: 3 Exemplare auf einem Handstück von der Lokalität Darghaz.

Beschreibung und Beziehungen: Es handelt sich um ziemlich involute Anahopliten mit hochtrapezoidalem Querschnitt und schmaler, abgeflachter Externseite. Die relativ feinen falcoiden Rippen gehen meist paarweise aus kleinen länglichen Nabelknoten hervor und enden an den Externkanten, die dadurch deutlich krenuliert sind.

Von der nahverwandten Art *A. sinzowi* SPATH, 1926 unterscheidet sich *A. daviesi* vor allem durch die schwächere Ausbildung der Skulpur.

Vorkommen: Die Stücke stammen aus den obersten Sandsteinen der Aitamir-Formation, wo sie zusammen mit *Semenoviceras* auftreten. Die Art *A.daviesi* ist bisher aus dem obersten Mittelalb von Europa und Transkaspien beschrieben worden.

Anahoplites sinzowi SPATH, 1926
(Taf. 1, Fig. 6)

1996 *Anahoplites sinzowi* SPATH 1926 - SEYED-EMAMI & IMMEL: 16; Taf. 6, Fig. 1 (mit Synonymie).

Material: Ein vollständig erhaltenes Exemplar von der Lokalität Pashayol.

Maße:	D	Wh	Wb	Nw
1/4/93-2	135			
	bei 123	56 (0.46)	28 (0.23)	31 (0.25)

Beschreibung und Beziehungen: Bei dem mäßig involuten Exemplar wird die Hälfte der letzten Windung von der Wohnkammer eingenommen. Der Querschnitt des Phragmokons ist hochtrapezoidal mit tabulater Externseite, der der Wohnkammer hochoval mit deutlich gewölbter Externseite. Die Rippen entspringen auf dem Phragmokon meist zu zweit scharfen, prorsiradiaten Umbilikalknoten, queren die Flanken mit deutlich sigmoidalem Verlauf und enden in langgezogenen Externknoten. Auf der Wohnkammer werden die Rippen zunächst schwächer und weitständiger und klingen im letzen Windungsdrittel aus. Hier sind nur noch Umbilikalknoten und feine sigmoidale Streifen zu erkennen. Am Ende der Wohnkammer bildet der Mundsaum einen leicht hochgewölbten Kragen.

Gegenüber der vorigen Art *A.daviesi* ist bei *A.sinzowi* die Berippung kräftiger ausgebildet.

Vorkommen: Das Stück stammt aus der oberen Aitamir-Formation. Aus Transkaspien und Großbritannien ist *A.sinzowi* jeweils aus dem oberen Mittelalb beschrieben worden. Insgesamt reicht die stratigraphische Verbreitung der Art aber vom mittleren Mittelalb bis ins untere Oberalb (vgl. MARCINOWSKI & WIEDMANN 1990: 68).

Anahoplites cf. *pleurophorus* SPATH, 1926
(Taf. 3, Fig. 3)

Material: Ein bruchstückhaft erhaltenes Exempar von der Lokalität Darreh-Chenar.

Beschreibung und Beziehungen: Das Exemplar besitzt einen rechteckig-ovalen Querschnitt und ist relativ grobberippt. Von etwas länglichen prorsiradiaten Umbilikalknoten gehen jeweils zwei falcoide Rippen aus. In unregelmäßigen Abständen treten zusätzliche Schaltrippen auf. Kurz vor der Externseite gabeln sich die Rippen undeutlich auf und erzeugen auf der Externseite eine deutliche Krenulation.

Die etwas unregelmäßige und grobe Berippung läßt sich recht gut mit *A. pleurophorus* SPATH (1926: 148; Taf. 13, Fig.4) vergleichen, der sehr fragmentarische Zustand des Stückes läßt die Zuordnung aber unsicher erscheinen.

Vorkommen: Das Stück wurde zusammen mit der Gattung *Callihoplites* in der Aitamir-Formation gefunden. Für die Art *A. pleurophorus* wird als Alter das obere Mittelalb angegeben (vgl. KENNEDY & HANCOCK 1978: V. 7).

Anahoplites cf. *planus* (MANTELL, 1822)
(Taf. 2, Fig. 6)

Material: Zwei schlecht erhaltene Exemplare von den Lokalitäten Pashayol und Darreh-Chenar.

Beschreibung und Beziehungen: Der Durchmesser des größeren Exemplares (1/4/93-1) dürfte ca. 140 mm betragen haben. Die halbe Windung zeigt einen hochovalen Querschnitt mit tabulater Externseite. Um den Nabel sitzen relativ kleine Knoten. Die feine Berippung verläuft falcoid über die Flanken.

Die enge Aufrollung und feine Berippung verweisen auf die Nähe von *A. planus*, ohne daß die Erhaltung aber eine eindeutige Zuordnung zuläßt.

Vorkommen: Die Stücke des Koppeh-Dagh stammen aus der Aitamir-Formation. In Europa reicht die Art *A. planus* vom oberen Mittelalb ins untere Oberalb.

Unterfamilie Hoplitinae DOUVILLÉ, 1890

Gattung *Hoplites* NEUMAYR, 1875

Untergattung *H. (Isohoplites)* CASEY, 1954

Hoplites (Isohoplites) aff. *eodentatus* CASEY, 1961
(Taf. 1, Fig. 1)

Material: Ein Wohnkammerfragment von der Lokalität Dasht-e-Tarik.

Beschreibung und Beziehungen: Der Durchmesser dürfte ca. 200 mm betragen haben, die Aufrollung ist evolut und der Querschnitt hochoval. Die prorsiradiaten und leicht geschwungenen Hauptrippen setzen am Nabel mit länglichen Knoten ein, die Zwischenrippen beginnen im inneren Drittel der Flanke. Extern alternieren die Rippen zunächst an einer Unterbrechung, queren die Externseite dann aber in einem leicht nach vorne gerichteten Bogen.

Damit verweist die Skulptur sowohl auf die Gattung *Hoplites* als auch auf *Pseudosonneratia* SPATH, 1925. Eine solche Zwischenstellung wird von der Untergattung *H. (Isohoplites)* eingenommen, die von CASEY (1954: 112; 1965: 538) als Bindeglied zwischen Hopliten und Pseudosonneratien angesehen wird, während DESTOMBES et al. (1973: 81) und DESTOMBES (1979: 99) *Isohoplites* als selbständige Gattung betrachten, die sich parallel zu *Hoplites* entwickelt hat.

Innerhalb der Isohopliten besteht die beste Übereinstimmung mit *H. (I.) eodentatus*, allerdings weicht das Stück aus dem Koppeh-Dagh vor allem durch seine Größe stark von dieser Art ab.

Vorkommen: Das Exemplar wurde ohne Begleitfauna in der Aitamir-Formation gefunden. Die Art *H. (I.) eodentatus* wird in Europa gewöhnlich aus der unteren *dentatus*-Zone (unteres Mittelalb) angeführt.

Untergattung *H. (Hoplites)* NEUMAYR, 1875

Hoplites (Hoplites) cf. *baylei* SPATH, 1925
(Taf. 5, Fig. 5)

Material: Ein stark fragmentäres Exemplar von der Lokalität Taherabad.

Beschreibung und Beziehungen: Das dick aufgeblähte Exemplar besaß einen Durchmesser von ca. 60 mm. Die deutlich prorsiradiaten Rippen entspringen paarweise kräftigen Umbilikalknoten und alternieren auf der Externseite um eine deutliche Furche.

Die mangelhafte Erhaltung erlaubt keine sichere artliche Zuordnung, doch zeigt *H. (H.) baylei* die meiste Ähnlich-

keit. Weitere nahestehende Exemplare wurden bisher als *H. (H.)* cf. *baylei* (DESTOMBES et al. 1973: 83; Taf. 5, Fig. 4) und als *H.(H.)* aff. *baylei* (DESTOMBES 1979: 100; Taf. 4-25, Fig. 4) beschrieben.

Vorkommen: Das Stück stammt aus den ersten Sandsteinen der Aitamir-Formation. Die Art *H. (H.) baylei* ist aus dem tieferen Mittelalb von Nordeuropa bekannt (vgl. MARCINOWSKI & WIEDMANN 1990: 65).

Gattung *Epihoplites* SPATH, 1925

Untergattung *E. (Epihoplites)* SPATH, 1925

Epihoplites (Epihoplites) aff. *denarius* (SOWERBY, 1826)
(Taf. 2, Fig. 1)

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Taherabad.

Maße:	D	Wh	Wb	Nw
9/4/93-2	92	ca.26 (0.28)	ca.30 (0.33)	ca.36 (0.39)

Beschreibung und Beziehungen: Die letzte halbe Windung ist als Steinkern vorhanden, von der inneren Windung ließ sich ein Silikon-Ausguß anfertigen. Die Aufrollung ist relativ evolut, der Windungsquerschnitt rechteckig-oval. Die mäßig breite Externseite ist tabulat bis schwach gewölbt. Die Skulptur der Innenwindung erscheint relativ grob. Um den Nabel sitzen längliche prorsiradiate Knoten, die tief auf der Nabelwand beginnen. Von diesen gehen auf der Innenwindung gelegentlich drei, später jedoch meist nur noch zwei schwach falcoide Rippen aus. Diese gabeln sich noch mehrmals auf dem äußeren Flankenviertel. Auf der Externseite ziehen die Rippen deutlich nach vorne, ihr genauer Verlauf ist wegen der schlechten Erhaltung aber nicht exakt erkennbar.

Das vorliegende Exemplar läßt sich am besten mit *E. (E.)* aff. *denarius* bei SPATH (1926: 179; Taf. 16, Fig. 1) vergleichen. Von der eigentlichen Art *E. (E.) denarius* unterscheidet sich das iranische Exemplar allerdings durch die evolutere Aufrollung.

Vorkommen: Das vorliegende Exemplar wurde zusammen mit einem fraglichen *Semenoviceras* in den oberen Sandsteinen der Aitamir-Formation gefunden, und zwar unterhalb eines Horizontes, der die Gattung *Mortoniceras* enthält.

Die Art *E. (E.) denarius* wird in Großbritannien aus der *varicosum*-Zone (tieferes Oberalb) angeführt. Der von SPATH (1926) beschriebene *E. (E.)* aff. *denarius* stammt evt. aus der folgenden *auritus*-Zone.

Gattung *Semenoviceras* WRIGHT, 1996

Bemerkung: Der Gattungsname *Semenoviceras* wurde von WRIGHT (1996: 119) neu anstelle von *Semenovites* GLAZUNOVA, 1960 eingeführt.

Semenoviceras cf. *tamalakensis* (SAVELIEV, 1992)
(Taf. 2, Fig. 5)

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Darghaz.

Beschreibung und Bemerkungen: Das nur sehr mäßig erhaltene Exemplar besaß einen Durchmesser von ca. 65 mm. Die Aufrollung ist relativ evolut, die Berippung auffallend grob.

Obwohl die schlechte Erhaltung keine eindeutige artliche Bestimmung zuläßt, weisen die beiden zuletzt genannten Merkmale doch am ehesten auf *S. tamalakensis* hin (vgl. SAVELIEV 1992: 155; Taf. 48, Fig. 2). Gegenüber der verwandten Art *S. michalskii* (SEMENOV, 1899) ist das vorliegende Exemplar deutlich evoluter, gegenüber *S. baisunensis* (LUPPOV, 1961) erweist sich sein Querschnitt als erkennbar schmäler.

Vorkommen: Das Exemplar von Darghaz stammt aus der Aitamir-Formation.

Die Art *S. tamalakensis* wurde bisher nur aus dem Mangyshlak beschrieben und tritt nach SAVELIEV (1992: 156) dort in der Zone von *Semenoviceras litschkovi* (SAVELIEV, 1960) auf, was dem tieferen Oberalb entspricht.

Semenoviceras aff. *gracilis* (SPATH, 1926)
(Taf. 2, Fig. 2, 3)

Material: Zwei Exemplare von der Lokalität Darghaz.

Maße:	D	Wh	Wb	Nw
8/4/93-4b	42	ca.20 (0.48)	ca.9 (0.21)	ca.9,5 (0.23)

Beschreibung und Beziehungen: Beide Stücke sind verdrückt, doch lassen sich zumindest für das kleinere Exemplar grobe Meßwerte angeben. Sie zeigen, daß es sich hierbei um relativ involute hochmündige Formen handelt. Der Querschnitt erscheint dabei rechteckig-trapezoidal, mit schmaler, tabulater Externseite. Um den Nabel sitzen wenige, kräftige, prorsiradiate Knoten, denen in unregelmäßiger Folge etwa zwei falcoide Rippen entspringen. Gelegentlich treten auch Schaltrippen auf. An der markant ausgebildeten Externkante biegen die Rippen jäh zur Mündung hin um und bilden länglich-radiale Knoten (Clavi), die deutlich alternieren.

Die iranischen Exemplare lassen sich noch am ehesten mit *S. gracilis* vergleichen (vgl. SPATH 1926: 183; Text-Fig. 54; Taf. 16, Fig. 7: *Epihoplites gracilis* - von CASEY 1965: 461 zur Gattung *Semenovites* = *Semenoviceras* gestellt). Allerdings unterscheiden sie sich doch deutlich durch den schmäleren und kantigeren Querschnitt, sowie die feiner ausgeprägte Berippung. Ähnlichkeit besteht auch zu einigen Vertretern der Gattung *Anahoplites* HYATT, 1900, etwa zu *A. daviesi* var. *ornata* SPATH (1926: 153; Taf. 14, Fig. 5c-d) und *Anahoplites* sp. (GLAZUNOVA 1953: 83; Taf. 26, Fig. 1), diese unterscheiden sich aber auf den Innenwindungen durch eine deutlich feinere Berippung.

Vorkommen: Die iranischen Exemplare stammen aus der Aitamir-Formation, wo sie zusammen mit dem vorher beschriebenen *S.* cf. *tamalakensis* auftreten, und vermutlich dem tieferen Oberalb angehören. Das entspricht der stratigraphischen Verbreitung der Art *S. gracilis*, die von CASEY (1965: 461) aus der *varicosum*-Zone angeführt wird.

Gattung *Callihoplites* SPATH, 1925

Callihoplites sp.
(Taf. 2, Fig. 4)

Material: Zwei Exemplare von der Lokalität Darreh-Chenar.

Beschreibung und Beziehungen: Beide Exemplare sind sehr fragmentarisch erhalten, so daß keine auch nur halbwegs exakten Meßwerte angegeben werden können. Die Aufrollung war relativ involut, der Querschnitt schmal und hochmündig. Am Nabel sitzen längliche, schwach prorsiradiat ausgerichtete Knoten, von denen - meist zwei - falcoid verlaufende Rippen ausgehen. Zusätzlich wird auf der Flanke jeweils eine Zwischenrippe eingeschaltet. Beim abgebildeten Exemplar läßt sich an einer Stelle noch ein ventrolateraler Knoten erkennen, der clavat gelängt ist und an dem zwei Rippen zusammenlaufen, so daß eine Nadelöhrdifferenzierung (looping) gebildet wird.

Der Berippungstyp verweist klar auf die Gattung *Callihoplites,* die schlechte Erhaltung erlaubt allerdings keine gesicherte spezifische Zuordnung. Größe und Dichte der Berippung zeigen allerdings Ähnlichkeiten zu *C. patella* SPATH, 1927 (s. *C. strigosus* in SPATH 1927: 194 und Taf. 19, Fig. 1, revidiert von MARCINOWSKI & WIEDMANN 1990: 77), wie auch zu *C. pulcher* var. *lophata* SPATH, 1928 (vgl. dort S. 228 und Taf. 24, Fig. 11).

Vorkommen: Die iranischen Exemplare stammen aus der Aitamir-Formation und wurden im selben Horizont wie *Anahoplites* cf. *pleurophorus* SPATH, 1926 gefunden. Die Gattung *Callihoplites* insgesamt ist bisher aus dem tieferen bis mittleren Oberalb von Europa und Transkaspien bekannt.

Gattung *Hyphoplites* SPATH, 1922

Bemerkung: Von zwei Arten der Gattung *Hyphoplites* liegen bereits Beschreibungen aus dem iranischen Koppeh-Dagh vor (s. SEYED-EMAMI & ARYAI 1981). Da kein neueres Material zur Verfügung steht, wurde auf eine wiederholte Beschreibung verzichtet. Die bisher vorliegenden Arten werden lediglich im Zusammenhang mit neuerer Literatur genannt.

Generell gilt für die Hyphopliten, daß es sich um eine äußerst variable Gattung handelt, die zahlreiche Übergänge zwischen den einzelnen Arten aufweist. Eine stark übertriebene und biologisch fragwürdige Aufsplitterung in Unterarten, wie sie auch in der neuesten Literatur noch durchgeführt wird (s. DELAMETTE & KENNEDY 1991) hat allerdings zu keiner klaren und überzeugenden Gliederung dieser komplexen Gattung geführt (vgl. dazu die Bemerkungen in IMMEL 1987: 98). Auf die Zuordnung zu Unterarten wird hier deshalb bewußt verzichtet.

Hyphoplites arausionensis
(HÉBERT & MUNIER-CHALMAS, 1875)

1981 *Hyphoplites arausionensis arausionensis* (HÉBERT & MUNIER-CHALMAS) - SEYED-EMAMI & ARYAI: 27; Taf. 6, Fig. 8 (mit Synonymie).

1985 *Hyphoplites arausionensis arausionensis* (HEBERT & MUNIER-CHALMAS 1875) - IMMEL & SEYED-EMAMI: 92; Taf. 1, Fig. 5 (mit Synonymie).

1991 *Hyphoplites curvatus arausionensis* (HEBERT and MUNIER-CHALMAS, 1875) - DELAMETTE & KENNEDY: 444 (mit Synonymie).

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Mozduran.

Vorkommen: Das genannte Stück liegt aus der Aitamir-Formation vor. Die Art tritt im Untercenoman von NW-Europa, Transkaspien und des Zentralirans auf.

Hyphoplites crassofalcatus (SEMENOV, 1899)

1981 *Hyphoplites arausionensis crassofalcatus* (SEMENOW) - SEYED-EMAMI & ARYAI: 27; Taf. 6, Fig. 9, 10, 11 (mit Synonymie).

1985 *Hyphoplites arausionensis crassofalcatus* (SEMENOV 1899) - IMMEL & SEYED-EMAMI: 92; Taf. 1, Fig. 6 (mit Synonymie).

1987 *Hyphoplites crassofalcatus* (SEMENOV 1899) - IMMEL: 97; Taf. 9, Fig. 8.

Material: 7 Exemplare von der Lokalität Abderaz.

Vorkommen: Wie schon der zuvor genannte Hyphoplit stammen auch die Vertreter von *H. crassofalcatus* aus der Aitamir-Formation. Die Art ist im Untercenoman des Anglo-Pariser Beckens, dem südlichen Bereich der ehemaligen UdSSR und dem Iran verbreitet.

Familie Schloenbachiidae PARONA & BONARELLI, 1897

Gattung *Schloenbachia* NEUMAYR, 1875

Schloenbachia ssp. ex gr. *Sch. varians* (SOWERBY, 1817)

Material: Schloenbachien der Art *S. varians* zeigen ein ungewöhnlich breites morphologisches Spektrum, von flachen und feinberippten Formen bis hin zu dicken und grobberippten Exemplaren. Dieses Spektrum liegt auch aus dem Koppeh-Dagh vor und wurde ausführlich von SEYED-EMAMI & ARYAI (1981) beschrieben, wobei deren Material von den Lokalitäten Abderaz (bei SEYED-EMAMI & ARYAI 1981: Qorqoreh) und Taherabad-e-Turk (bei SEYED-EMAMI & ARYAI 1981: NW-Taherabad) stammt.

Im einzelnen wurden in der genannten Arbeit 5 „Unterarten" ausgeschieden:

- *S. v. varians* (SOWERBY, 1817): 28; Taf. 8, Fig. 1, 4.
- *S. v. ventricosa* (STIELER, 1922): 29; Taf. 8, Fig. 2, 3.
- *S. v. subtuberculata* (SHARPE, 1853): 30; Taf. 7, Fig. 6, 7, 8.
- *S. v. subvarians* SPATH, 1926: 31; Taf. 7, Fig. 2, 4, 5.
- *S. v. subplana* (MANTELL, 1822): 31; Taf. 7, Fig. 1, 3.

Innerhalb dieses breiten Spektrums sind auch Neufunde von der Lokalität Sheikh mühelos unterzubringen, ohne daß die Problematik einer solchen Unterteilung hier erneut diskutiert werden soll. Eine solche knappe Diskussion findet sich etwa - im Zusammenhang mit Material aus dem Zentraliran - bei IMMEL & SEYED-EMAMI (1985: 94f.).

Eine rigorose Zusammenfassung aller genannten - und weiterer - „Unterarten" unter der ursprünglichen Artbezeichnung haben in jüngerer Zeit DELAMETTE & KENNEDY (1991: 444ff.) anhand von Material aus dem Helvetischen Raum (Westalpen) vorgenommen.

Vorkommen: Die Neufunde von Sheikh stammen, wie die bisherigen Funde auch, aus der Aitamir-Formation. Die Art *S. varians* ist in ihrer ganzen morphologischen Variationsbreite im Untercenoman des borealen Europas, sowie Transkaspiens und des Zentralirans verbreitet.

Familie Placenticeratidae HYATT, 1900

Gattung *Placenticeras* MEEK, 1876

Bemerkungen: Drei Arten der Gattung *Placenticeras* von Lokalitäten des Koppeh-Dagh wurden bereits in einer früheren Arbeit unter der Gattungsbezeichnung *Karamaites* beschrieben (s. SEYED-EMAMI et al. 1984). Nach WRIGHT (1996: 126ff.) handelt es sich bei *Karamaites* aber eindeutig um ein jüngeres Synonym von *Placenticeras*, eine Vorstellung, der hier gefolgt wird. Bei den hier vorgestellten Neufunden dieser Arten wird deshalb auf eine nähere Beschreibung verzichtet. Eine solche wird nur für eine weitere Art gegeben, deren systematische Zuordnung allerdings nicht ganz sicher ist.

Placenticeras gaurdakense (LUPPOV, 1963)
(Taf. 3, Fig. 1)

1984 *Karamaites gaurdakense* (LUPPOV) - SEYED-EMAMI et al.: 166; Abb. 5, Fig. 1; Abb. 6, Fig. 1, 2; Abb. 4c (mit Synonymie).

Material: Zusätzlich zu den oben zitierten Stücken von der Lokalität Taherabad-e-Turk liegen von derselben Lokalität nunmehr zwei weitere Bruchstücke vor, von denen das größere und vollständigere hier abgebildet wurde (Taf. 3, Fig. 1).Dazu kommt noch ein weiteres Fragment von der Lokalität Sheikh.

Vorkommen: Alle genannten Exemplare stammen aus der oberen Aitamir-Formation. Die Art *P. gaurdakense* ist aus dem unteren und mittleren Cenoman des südostkaspischen Raumes bekannt.

Placenticeras grossouvrei (SEMENOV, 1899)
(Taf. 3, Fig. 5)

1984 *Karamaites grossouvrei* (SEMENOV) - SEYED-EMAMI et al.: 163; Abb. 3, Fig. 1, 2; Abb. 4b (mit Synonymie).

Material: Die oben angeführten Stücke stammen von der Lokalität Taherabad-e-Turk. Von derselben Lokalität liegt nunmehr ein weiteres bruchstückhaft erhaltenes Exemplar vor (Taf. 3, Fig. 5). Auffallend an diesem Exemplar ist, daß bei einem Durchmesser von ca. 200 mm die Umbilikalknoten noch deutlich dornartig ausgebildet und die ventrolateralen Clavi ebenfalls noch gut zu erkennen sind. Außerdem ist die Zahl der Umbilikalknoten etwas geringer als üblich und beträgt etwa 4 pro halbem Umgang.

Vorkommen: Alle genannten Exemplare stammen aus der oberen Aitamir-Formation. Ebenso wie die vorangehende Art ist auch *P. grossouvrei* auf das untere und mittlere Cenoman des südostkaspischen Raumes beschränkt.

Placenticeras mediasiaticum (LUPPOV, 1963)
(Taf. 3, Fig. 4)

1984 *Karamaites mediasiaticum* (LUPPOV) - SEYED-EMAMI et al.: 165; Abb. 5, Fig. 2; Abb. 4a (mit Synonymie).

Material: Neben dem oben angeführten Exemplar von der Lokalität Amirabad, liegt nunmehr auch von dem Fundort Mozduran ein Fragment dieser Art vor (s. Taf. 3, Fig. 4).

Vorkommen: Auch diese Art liegt aus der oberen Aitamir-Formation vor. Das stratigraphische und regionale Vorkommen von *P. mediasiaticum* entspricht dem der beiden zuvor angeführten Arten.

Placenticeras cf. *kysylkurganense* (LUPPOV, 1963)
(Taf. 3, Fig. 2)

Material: Ein fragmentär erhaltenes Exemplar von der Lokalität Mozduran.

Beschreibung und Beziehungen: Das Stück besaß einen Durchmesser von knapp 150 mm, die Aufrollung ist mäßig involut. Der Querschnitt ist hochtrapezoidal, mit gerundetem Nabelrand und steiler Nabelwand. Pro halbem Umgang sitzen am Nabel 2-3 kräftige, etwas clavate Knoten. Von ihnen gehen breite wellenförmige Erhebungen aus, ohne daß man dabei von eigentlichen Rippen sprechen könnte.

Die stark zerschlitzte Lobenlinie wurde früher als charakteristisch für die Gattung *Karamaites* angesehen, speziell mit einem vierten Laterallobus, der deutlich kleiner ist als der fünfte (vgl. LUPPOV 1963: Textfig. 7).

Die schlechte Erhaltung erlaubt keine eindeutige Zuordnung. Am besten läßt sich das Stück noch mit *P. kysylkurganense* (LUPPOV, 1963: 153; Taf. 6, Fig. 2; Textfig. 7) vergleichen. Die gewellte Flanke ließe sich auch auf *P. grossouvrei* beziehen. Diese Art besitzt allerdings zahlreichere und deutlich feiner ausgebildete Umbilikalknoten.

Vorkommen: Das vorliegende Exemplar stammt aus den obersten Schiefertonen der Aitamir-Formation. Die Art *P. kysylkurganense* wurde bisher nur aus dem Turon Mittelasiens beschrieben.

Überfamilie Acanthocerataceae GROSSOUVRE, 1894

Familie Leymeriellidae BREISTROFFER, 1951

Gattung *Leymeriella* JACOB, 1907

Bemerkungen: Leymerielliden aus dem Iran wurden in jüngerer Zeit mehrfach ausführlich beschrieben, zuletzt von SEYED-EMAMI et al. (1993) aus dem nördlichen Zentraliran. Im Zusammenhang mit den spärlichen Neufunden aus dem Koppeh-Dagh, die hier erstmals vorgestellt werden, soll deshalb auf eine nähere Beschreibung verzichtet werden. Stattdessen wird in der Synonymie auf die jeweils jüngste Darstellung iranischen Materials verwiesen.

Untergattung *L. (Leymeriella)* JACOB, 1907

Leymeriella (Leymeriella) tardefurcata
(LEYMERIE in D'ORBIGNY, 1841)
(Taf. 4, Fig. 4)

1993 *Leymeriella (Leymeriella) tardefurcata* (LEYMERIE in D'ORBIGNY 1841) - SEYED-EMAMI et al.: 330; Abb. 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 (mit Synonymie).

Material: Vier Exemplare, die innerhalb des variablen morphologischen Spektrums von verhältnismäßig feinberippten bis zu grobberippten Typen reichen. Zwei Exemplare stammen von der Lokalität Sheikh, die anderen beiden von Dasht-e-Tarik bzw. Darreh-Chenar (s. Taf. 4, Fig. 4).

Vorkommen: Die beiden Exemplare von Sheikh wurden in der Sanganeh-Formation gefunden, die anderen beiden stammen aus der Aitamir-Formation.

Die Art *L. (L.) tardefurcata* ist namengebend für eine Zone des basalen Alb (vgl. Hancock 1991: 270) und weit verbreitet im borealen Raum.

Untergattung *L. (Neoleymeriella)* Saveliev, 1973

Leymeriella (Neoleymeriella) regularis
(Brugière in d'Orbigny, 1841)
(Taf. 4, Fig. 3)

1980a *Leymeriella (Neoleymeriella) regularis* (Brugière in d'Orbigny) - Seyed-Emami: 23; Taf. 3, Fig. 8, 9, 11 (mit Synonymie).

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Taherabad-e-Turk, das sich gut mit den bereits aus dem Zentraliran beschriebenen Stücken korrelieren läßt.

Vorkommen: Das Exemplar stammt aus dem höheren Teil der Sanganeh-Formation.

Die Art ist nach Casey (1978: 611) auf die *tardefurcata*-Zone (unteres Unteralb) beschränkt und dort im borealen Raum weit verbreitet.

Familie Brancoceratidae Spath, 1934

Unterfamilie Mortoniceratinae Douvillé, 1912

Gattung *Mortoniceras* Meek, 1876

Untergattung *M. (Mortoniceras)* Meek, 1876

Mortoniceras (Mortoniceras) sp.
ex gr. *M. (M.) inflatum* (Sowerby, 1818)
(Taf. 5, Fig. 4)

Material: Von der Lokalität Taherabad liegen insgesamt drei Fragmente vor, die zur Untergattung *M. (Mortoniceras)* gestellt werden können. Allerdings läßt sich wegen der schlechten Erhaltung nur in einem einzigen Fall eine wenigstens annähernde Zuordnung vornehmen.

Beschreibung und Beziehungen: Das Bruchstück gehörte zu einem großen Exemplar (D > 200 mm) und ist noch bis ans Ende gekammert. Der rechteckig-polygonale Querschnitt ist etwas höher als breit und zeigt einen kräftig entwickelten Kiel. Die grobe Berippung setzt an der Umbilikalkante ein, wobei die Rippen meist auf dem inneren Flankendrittel bifurkieren, vereinzelt jedoch auch ungegabelt durchlaufen. Extern verdicken sich die Rippen an den Schultern zu mächtigen Knoten, die leicht nach vorne ziehen und dann ausklingen, so daß zu beiden Seiten des Kiels ein schmales Band entsteht.

Das Exemplar zeigt große Ähnlichkeit mit einem von Marcinowski & Naidin (1976: 105; Taf. 3, Fig. 1) von der Krim beschriebenen *M. (M.) inflatum.* Gut vergleichbar ist es allerdings auch mit der Art *M. (M.) kiliani* (Lasswitz, 1904) (s. in Spath 1932: 408; Taf. 48, Fig. 1, 2; Taf. 42, Fig. 1; Taf. 47, Fig. 1; Textabb. 140). Einen neueren Überblick über die morphologische Variationsbreite der Art *M. (M.) inflatum* geben Marcinowski & Wiedmann (1990: 85; Taf. 22, Fig. 1; Taf. 23, Fig. 1; Taf. 25, Fig. 1).

Verbreitung: Das hier beschriebene und abgebildete Exemplar stammt aus den höheren Sandsteinen der Aitamir-Formation.

Die Art *M. (M.) inflatum* ist das Indexfossil für das tiefere Oberalb (vgl. Hancock 1991: 270) und von England bis zum Iran und im Süden bis Angola verbreitet.

Familie Acanthoceratidae Grossouvre, 1894

Unterfamilie Mantelliceratinae Hyatt, 1903

Gattung *Mantelliceras* Hyatt, 1903

Bemerkungen: Von drei Arten der Gattung *Mantelliceras* liegen bereits ausführliche Beschreibungen aus dem Koppeh-Dagh vor (s. Seyed-Emami & Aryai 1981). Sie wurden ebenfalls ausführlich aus dem Zentraliran beschrieben (s. Immel & Seyed-Emami 1985). Deshalb wird hier auf eine erneute Darstellung und Abbildung neuen Materials verzichtet und nur auf die genannten Arbeiten verwiesen. Ferner wird jeweils eine jüngere Darstellung von Delamette & Kennedy (1991) angeführt.

Mantelliceras mantelli (Sowerby, 1814)

1981 *Mantelliceras mantelli* (Sowerby) - Seyed-Emami & Aryai: 32; Taf. 8, Fig. 5 (mit Synonymie).

1981 *Mantelliceras tuberculatum* (Mantell) - Seyed-Emami & Aryai: 33; Taf. 9, Fig. 4, 5 (mit Synonymie).

1985 *Mantelliceras mantelli* (J. Sowerby 1814) - Immel & Seyed-Emami: 99; Taf. 4, Fig. 5 (mit Synonymie).

1985 *Mantelliceras tuberculatum* (Mantell 1822) - Immel & Seyed-Emami: 99; Taf. 4, Fig. 4 (mit Synonymie).

1991 *Mantelliceras mantelli* (J. Sowerby, 1814) - Delamette & Kennedy: 447; Abb. 9/4-6, 9/19, 9/20-21 (mit Synonymie).

Material: Zusätzlich zu dem knappen Dutzend Exemplare, die bereits von der Lokalität Abderaz (in Seyed-Emami & Aryai 1981: Qorqoreh) beschrieben wurden, liegt nunmehr auch ein Stück vom Fundort Sheikh vor. In der hier gegebenen Zusammenfassung wird angenommen, daß Wright & Kennedy (1984: 99) zurecht davon ausgehen, daß die Art *M. tuberculatum* in die Variationsbreite von *M. mantelli* fällt und infolgedessen als Synonym der letzteren Art zu gelten hat (s. auch Delamette & Kennedy 1991: 447). Auf die große Übereinstimmung zwischen beiden Formen wurde auch bereits im Zusammenhang mit zentraliranischem Material verwiesen (s. Immel & Seyed-Emami 1985: 100).

Vorkommen: Alle zur Art *M. mantelli* gestellten Exemplare des Koppeh-Dagh stammen aus der Aitamir-Formation.

Die Art selbst ist im unteren Untercenoman leitend und fast weltweit verbreitet.

Mantelliceras cantianum SPATH, 1926

1981 *Mantelliceras cantianum* SPATH - SEYED-EMAMI & ARYAI: 33; Taf. 8, Fig. 6; Taf. 9, Fig. 3 (mit Synonymie).

1985 *Mantelliceras cantianum* SPATH 1926 - IMMEL & SEYED-EMAMI: 100; Taf. 4, Fig. 6 (mit Synonymie).

1991 *Mantelliceras cantianum* SPATH, 1926a - DELAMETTE & KENNEDY: 447; Abb. 10/1-2, 10/3-5, 10/10-12, 11/7-8, 12/1-2, 12/3-4 (mit Synonymie).

Material: Insgesamt liegen nunmehr 4 Exemplare von der Lokalität Abderaz vor.

Vorkommen: Alle Stücke stammen aus der Aitamir-Formation.

M. cantianum ist eine im Untercenoman fast weltweit verbreitete Art.

Mantelliceras saxbii (SHARPE, 1857)

1981 *Mantelliceras saxbii* (SHARPE) - SEYED-EMAMI & ARYAI: 34; Taf. 8, Fig. 7, 8; Taf. 9, Fig. 1, 2 (mit Synonymie).

1985 *Mantelliceras saxbii* (SHARPE 1857) - IMMEL & SEYED-EMAMI: 102; Taf. 6, Fig. 5 (mit Synonymie).

1991 *Mantelliceras saxbii* (SHARPE, 1857) - DELAMETTE & KENNEDY: 452; Abb. 11/5-6, 11/9-10, 11/11-13, 14/1-3, 14/4 (mit Synonymie).

Material: Bisher wurden 15 Exemplare von der Lokalität Abderaz (in SEYED-EMAMI & ARYAI 1981: Qorqoreh) beschrieben. Dazu kommen nunmehr 4 weitere Stücke vom Fundort Sheikh, sowie ein Einzelfund von Taherabad-e-Turk.

Vorkommen: Ebenso wie bei den beiden vorangehenden Arten stammt das iranische Material des Koppeh-Dagh aus der Aitamir-Formation und gehört zu einer Art, die im Untercenoman fast weltweit verbreitet ist. Sie bildet das Indexfossil für das mittlere Untercenoman (vgl. HANCOCK 1991: 272).

Unterfamilie Acanthoceratinae GROSSOUVRE, 1894

Gattung *Acanthoceras* NEUMAYR, 1875

Acanthoceras tapara WRIGHT, 1963

1984 *Acanthoceras tapara* WRIGHT - SEYED-EMAMI et al.: 161; Abb. 2, Fig. 2 (mit Synonymie).

Material: Ein Exemplar dieser Art wurde bereits früher von SEYED-EMAMI et al. (1984) von der Lokalität Mozduran beschrieben. Nach WRIGHT & KENNEDY (1987: 158) soll es sich bei diesem etwas verdrückten Stück allerdings um einen Angehörigen der Typusart *Acanthoceras rhotomagense* (BRONGNIART, 1822) handeln.

Vorkommen: Das iranische Exemplar stammt aus der oberen Aitamir-Formation, in der es isoliert gefunden wurde.

Die Art *A. tapara* wurde erstmals aus dem mittleren Cenoman Nordaustraliens beschrieben.

Gattung *Cunningtoniceras* COLLIGNON, 1937

Bemerkungen: Die Typusart, *C. cunningtoni* (SHARPE, 1855), wurde bereits in einer früheren Arbeit aus dem Koppeh-Dagh beschrieben (s. SEYED-EMAMI et al. 1984). Von derselben Lokalität liegt inzwischen ein weiteres Exemplar vor, das zwar abgebildet wird, aber ohne erneute ausführliche Beschreibung. Eine nähere Beschreibung wird nur von einer weiteren, für den Koppeh-Dagh neuen Art der Gattung gegeben.

Cunningtoniceras cunningtoni (SHARPE, 1855)
(Taf. 4, Fig. 5)

1984 *Euomphaloceras cunningtoni* (SHARPE) - SEYED-EMAMI et al.: 160; Abb. 2/1; Abb. 5/3 (mit Synonymie).

1991 *Cunningtoniceras cunningtoni* (SHARPE, 1855) - DELAMETTE & KENNEDY: 456; Abb. 16/1-3 (mit Synonymie).

1992 *Cunningtoniceras cunningtoni* (SHARPE) - THOMEL: Taf. 38, Fig. 1-2; Taf. 39, Fig. 1; Taf. 40, Fig. 1.

Material: Zusätzlich zu den bereits beschriebenen 5 Exemplaren von Taherabad-e-Turk (s. SEYED-EMAMI et al. 1984) kommt von derselben Lokalität noch das hier (Taf. 4, Fig. 5) abgebildete Stück.

Vorkommen: Alle Exemplare stammen aus der Aitamir-Formation.

Die Art *C. cunningtoni* ist im mittleren Cenoman weltweit verbreitet.

Cunningtoniceras inerme (PERVINQUIÈRE, 1907)
(Taf. 8, Fig. 1)

1991 *Cunningtoniceras inerme* (PERVINQUIÈRE, 1907) - DELAMETTE & KENNEDY: 456; Fig. 15/1+11, 15/2-3, 15/4+9, 15/5-6, 15/7-8, 15/10+14 (mit Synonymie).

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Taherabad-e-Turk.

Maße:	D	Wh	Wb	Wh/Wb	Nw
11/4/93-10	163	64,1 (0.39)	73,0 (0.45)	0.88	53,8 (0.33)

Beschreibung und Beziehungen: Das gut erhaltene und nur geringfügig verdrückte Exemplar zeigt eine

Tafel 1

Fig. 1: *Hoplites (Isohoplites)* aff. *eodentatus* CASEY; Dasht-e-Tarik (31/3/93-4), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 0,5.

Fig. 2: *Anahoplites daviesi* SPATH; Darghaz (8/4/93-2), Lateralansicht; x 1.

Fig. 3: *Uhligella* sp.; Taherabad-e-Turk (11/4/93-5), Lateralansicht; x 1.

Fig. 4: *Beudanticeras* sp. ex gr. *B. newtoni* CASEY; Taherabad-e-Turk (11/4/93-4), a: Lateralansicht, b: Frontalansicht; x 2.

Fig. 5: *Lewesiceras* cf. *asiaticum* ILJIN; Abderaz (10/4/93-2), Lateralansicht; x 1.

Fig. 6: *Anahoplites sinzowi* SPATH; Pashayol (1/4/93-2), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1


1
a
b
2
3
4
a
b
5
6
a
b

deutlich evolute Aufrollung und einen trapezoiden Querschnitt mit abgeflachten Flanken und einer ebensolchen, breiten Externseite. Die Skulptur besteht zunächst aus relativ dichtstehenden geraden Einzelrippen, die an der Umbilikalkante einsetzen und die Flanke schwach prorsiradiat geneigt queren. Sie beginnen mit radial gelängten Umbilikalknoten und besitzen zunächst an der Schulter deutliche Marginalknoten, sowie schwächere clavate Knoten auf der Externseite und ebensolche, noch unauffälligere auf der Medianen. Auf der Wohnkammer verschwinden die Extern- und Medianknoten. Dafür schwellen die Marginalknoten kräftig an, und die Rippen queren die Externseite als breite, wenn auch nur schwach ausgebildete Erhebungen.

Das vorliegende Exemplar läßt sich am besten der Art *C. inerme* zuordnen. Dafür spricht vor allem die evolute Aufrollung, bei der die vorhergehenden Windungen nur wenig umfaßt werden und die dichte Berippung. Die Berippung der Innenwindung ist sogar noch etwas dichter als bei vergleichbaren Stücken aus der Literatur (s. WRIGHT & KENNEDY 1987: Abb. 75 oder THOMEL 1972: Taf. 83; Taf. 87, Fig. 5). Hier wird davon ausgegangen, daß diese dichte Berippung aber eher noch in die Variationsbreite der Art *C. inerme* gehört als zu einer neuen Art.

Vorkommen: Das Exemplar aus dem Koppeh-Dagh stammt aus der Aitamir-Formation.

Die Art *C. inerme* ist nach DELAMETTE & KENNEDY (1991: 456) charakteristisch für den tieferen Teil der *rhotomagense*-Zone (M.Cenoman). Sie ist in Europa weit verbreitet und darüber hinaus bisher auch aus Japan beschrieben worden.

Unterordnung Ancyloceratina WIEDMANN, 1966

Überfamilie Ancylocerataceae GILL, 1871

Familie Heteroceratidae HYATT, 1900

Gattung *Colchidites* DJANELIDZÉ, 1926

Colchidites securiformis
(SIMONOVICH, BATSEVICH & SOROKIN, 1875)
(Taf. 8, Fig. 9)

1971 *Colchidites securiformis* (SIM., BAC., SOR.) - KAKABADZE: 81; Taf. 17, Fig. 4; Taf. 19, Fig. 2 (mit Synonymie).

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Donghuz-Dagh.

Beschreibung und Beziehungen: Das etwas flachgedrückte Stück besitzt einen Durchmesser von 30 mm. Die helical aufgerollten Innenwindungen sind nicht erhalten, nur die fast planspirale äußere Windung liegt vor. Diese zeichnet sich durch scharfe, kräftige, nur wenig geschwungene Rippen aus, die die Externseite ohne Unterbrechung queren. Zunächst handelt es sich ganz überwiegend um Einzelrippen, später kommt es in zunehmendem Maße zu Rippengabelungen bzw. hoch auf der Flanke zu Einschaltungen von Zwischenrippen.

Speziell die Ausbildung und Entwicklung der Berippung stimmt gut mit der Art *C. securiformis* überein. Gegenüber dem Typusexemplar (s. SIMONOVICH, BATSEVICH & SOROKIN 1875: Taf. 4, Fig. 3) ist die Rippendichte des hier vorgestellten Stückes aus dem Koppeh-Dagh etwas geringer. Sie stimmt aber ausgezeichnet mit einem der von KAKABADZE (1971: Taf. 19, Fig. 2) beschriebenen Exemplare überein.

Vorkommen: Das Stück stammt aus der Sarcheshmeh-Formation.

Nach KAKABADZE (1971:114) ist die Art *C. securiformis* leitend für eine Zone des höchsten Barrême (vgl. auch op. cit. Tab.1 und 2). Sie wurde bisher nur aus dem Süden der ehemaligen UdSSR beschrieben.

Colchidites ratshensis ROUCHADZÉ, 1933
(Taf. 8, Fig. 11)

1971 *Colchidites ratshensis* ROUCHADZE - KAKABADZE: 72; Taf. 12, Fig. 5; Taf. 14, Fig. 2, 4, 5 (mit Synonymie).

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Takal-Kuh.

Beschreibung und Beziehungen: Das etwas verdrückte Stück hat einen Durchmesser von ca. 30 mm. Von der helicoiden Innenwindung sind nur noch geringe Reste erhalten, im wesentlichen liegen knapp 1 1/2 Windungen der äußeren Planspirale vor. Diese zeichnet sich durch scharfe und insgesamt fein ausgebildete Rippen aus, die zunächst gerade verlaufen, aber schon früh die Flanke mit leichtem Schwung queren. Zunächst handelt es sich um Einzelrippen. In etwas unregelmäßigem Abstand werden Schalt- und Gabelrippen ausgebildet.

Die relative Dichte und Feinheit der Berippung unterscheidet *C. ratshensis* von der vorher beschriebenen und nah verwandten Art *C. securiformis*. Nach ROUCHADZÉ (1933: 254) handelt es sich bei *C. ratshensis* um eine Art, die nur Einfachrippen besitzt. Hier wird der Ansicht von KAKABADZE (1971) gefolgt, der auch Formen mit Gabel- und Schaltrippen mit in die Art einbezieht und konsequenterweise auch eine Form wie *C. nicortsmidensis* ROUCHADZÉ, 1933 als Synonym zu *C. ratshensis* betrachtet (op. cit.: 72).

Tafel 2

Fig. 1: *Epihoplites (Epihoplites)* aff. *denarius* (SOWERBY); Taherabad (9/4/93-2), a und c: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1.

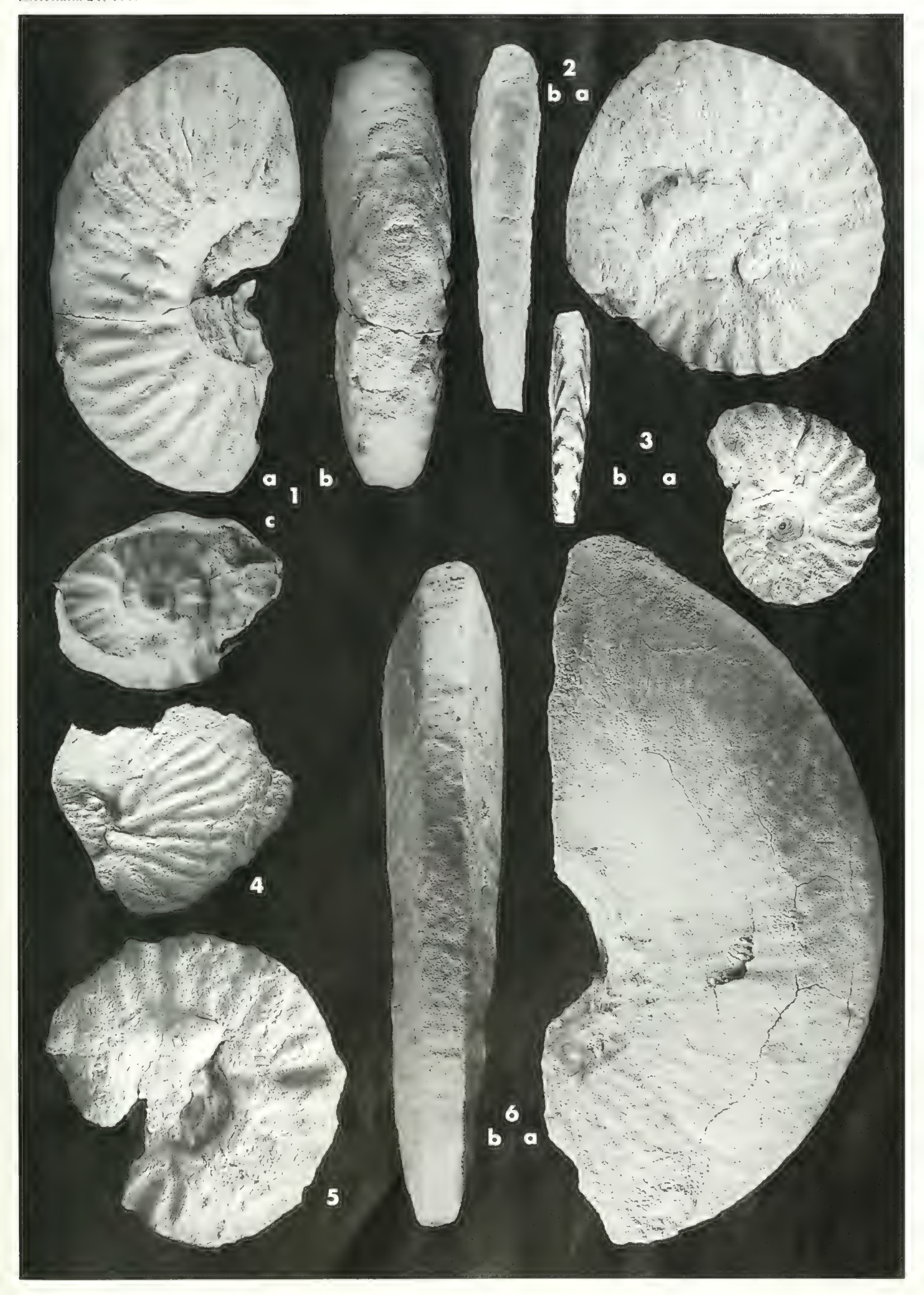
Fig. 2: *Semenoviceras* aff. *gracilis* (SPATH); Darghaz (8/4/93-4a), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1.

Fig. 3: *Semenoviceras* aff. *gracilis* (SPATH); Darghaz (8/4/93-4b), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1.

Fig. 4: *Callihoplites* sp.; Darreh-Chenar (4/4/93-7), Lateralansicht; x 1.

Fig. 5: *Semenoviceras* cf. *tamalakensis* (SAVELIEV); Darghaz (8/4/93-4c), Lateralansicht; x 1.

Fig. 6: *Anahoplites* cf. *planus* (MANTELL); Pashayol (1/4/93-1), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1.


2
b a
a 1 b
c
3
b a
4
6
b a
5

Vorkommen: Das hier vorgestellte Exemplar stammt aus der Sarcheshmeh-Formation. Die Art *C. ratshensis* wurde bisher nur aus dem Süden der ehemaligen UdSSR beschrieben und tritt nach KAKABADZE (1971) im obersten Barrême (*securiformis*-Zone) auf.

Colchidites tinae ERISTAVI ,1955
(Taf. 8, Fig. 7, 10)

1955 *Colchidites* nov. sp. - ERISTAVI: 121; Taf. 4, Fig. 11.
1971 *Colchidites tinae* ERISTAVI - KAKABADZE: 52; Taf. 5, Fig. 2.

Material: Zwei Exemplare von der Lokalität Takal-Kuh.

Beschreibung und Beziehungen: Die beiden Stükke besitzen jeweils Durchmesser von ca. 25 mm. Eines der beiden Exemplare (Taf. 8, Fig. 10) zeigt sehr schön vier helicoide Innenwindungen. Interessanterweise zeigen die beiden Stücke eine verschiedene Aufrollung der äußeren Planspirale (rechts bzw. links herum). Gegensätzliche Aufrollungsrichtungen bei Colchiditen wurden zuletzt von einer südafrikanischen Subspezies der Art *C. vulganensis* EGOYAN, 1965 beschrieben (KLINGER et al. 1984: 45). Die äußere Windung zeigt die Andeutung eines ancyloceratiden Schaftes, ihre Windungshöhe nimmt rasch zu. Die Skulptur besteht aus scharf ausgebildeten Rippen, wobei schon früh und regelmäßig Gabel- bzw. Schaltrippen auftreten, die relativ tief auf der Flanke einsetzen.

Die zuletzt genannte Besonderheit, verbunden mit der Andeutung eines Schaftes und der raschen Zunahme der Windungshöhe unterscheiden *C. tinae* von der nahverwandten Art *C. ratshensis.*

Vorkommen: Die Exemplare vom Takal-Kuh stammen aus der Sarcheshmeh-Formation.

Die Art *C. tinae* wurde bisher nur aus dem südlichen Teil der ehemaligen UdSSR beschrieben, wo sie im oberen Barrême auftritt.

Colchidites tenuicostatus KAKABADZE, 1971
(Taf. 8, Fig. 8)

1971 *Colchidites tenuicostatus* sp. nov. - KAKABADZE: 82; Taf. 17, Fig. 2; Taf. 19, Fig. 4.

Material: Zwei Exemplare von der Lokalität Takal-Kuh.

Beschreibung und Beziehungen: Das besser erhaltene und hier abgebildete Exemplar besitzt einen Durchmesser von 24 mm. Von der helical aufgerollten Innenwindung ist nurmehr ein schwacher Abdruck erhalten, die äußere Planspirale umfaßt knapp zwei Windungen. Sie ist ausgezeichnet durch eine äußerst feine und dichte Berippung. Diese besteht zunächst aus geraden Einzelrippen, die nur extern etwas vorgezogen sind. Später verlaufen die Rippen schwach sigmoidal geschwungen, wobei auch hoch einsetzende Schaltrippen auftreten können.

Die dichte und feine Berippung unterscheidet *C. tenuicostatus* von allen anderen Colchiditen. Am nächsten steht ihr vom Skulpturtyp her noch die oben beschriebene Art *C. ratshensis.*

Vorkommen: Die Stücke aus dem Koppeh-Dagh stammen aus der Sarcheshmeh-Formation.

Die Art *C. tenuicostatus* wurde bisher nur aus der *securiformis*-Zone (oberstes Barrême) der südlichen ehemaligen UdSSR beschrieben.

Colchidites sp. ex gr. *C. colchicus* DJANÉLIDZÉ, 1926
(Taf. 8, Fig. 5)

Material: Ein Exemplar vom Fundort Takal-Kuh.

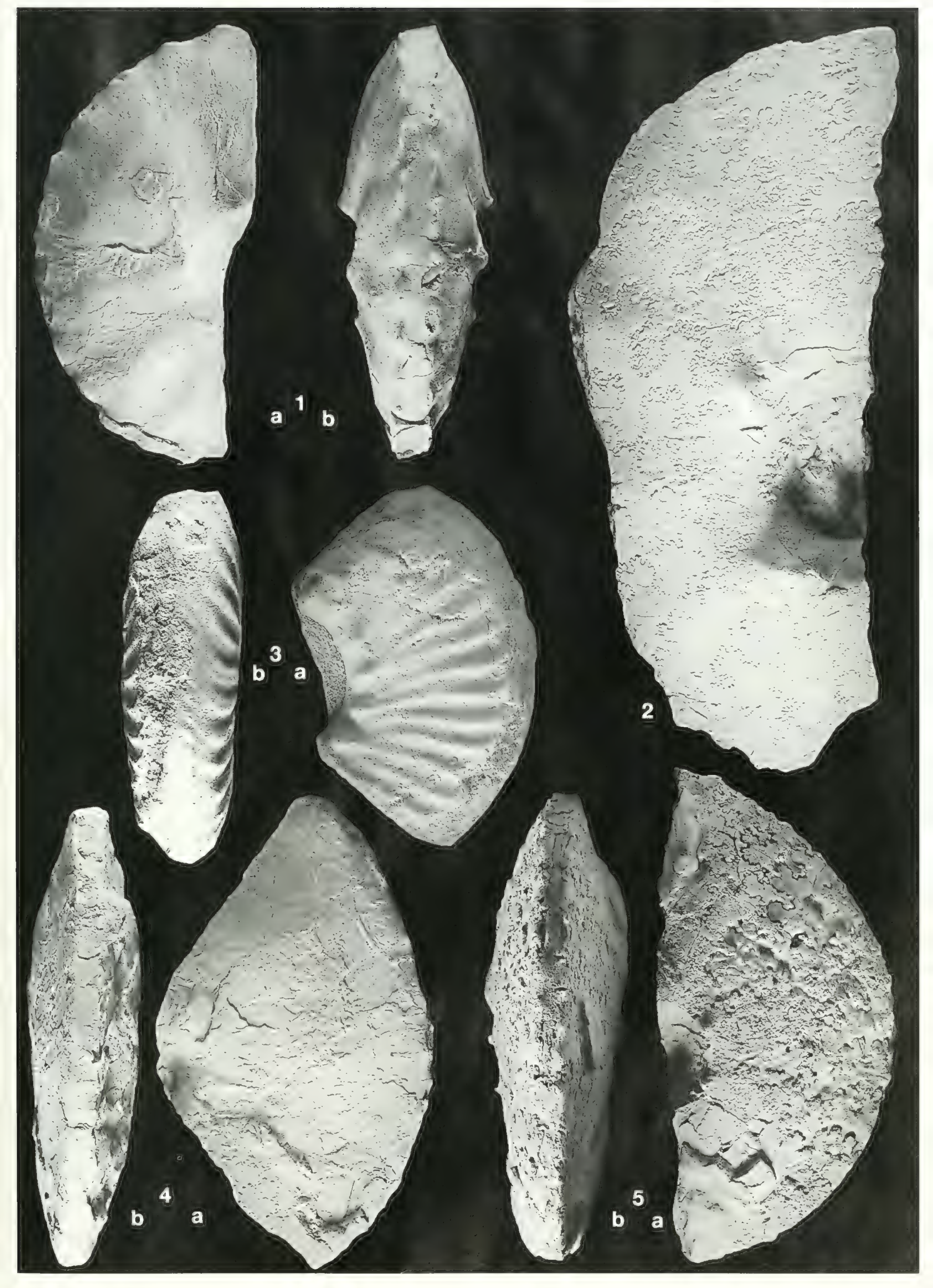
Beschreibung und Beziehungen: Es liegt lediglich ein großer Haken von 80 mm Höhe und knapp 100 mm Breite vor. Das ausgehende Proversum (zur Terminologie s. bei *Anahamulina nicortsmindensis)* weist dichte prorsiradiat verlaufende Rippen auf, von denen einige kräftig ausgebildet sind und Umbilikalknoten besitzen. Auf dem Haken und am beginnenden Retroversum nehmen die Rippen an Stärke und Abstand zu, außerdem schalten sich ziemlich regelmäßig Zwischenrippen ein, die auf der Flanke, etwa in Höhe der Knoten entspringen.

Da die Anfangsspirale fehlt ist zunächst die Frage nach der Gattungszugehörigkeit zu klären. Prinzipiell käme neben *Colchidites* auch die Gattung *Ancyloceras* D'ORBIGNY, 1842 infrage. Aus Südafrika werden von KLINGER & KENNEDY (1977: 241ff.) mehrere Formen von *Ancyloceras (Audouliceras)* gr. ex *mozambiquense-cooperi* beschrieben, die vergleichbar feinberippte Haken aufweisen können (s. speziell op. cit.: Fig. 22). Allerdings handelt es sich um Exemplare, die etwa die doppelte Größe des hier beschriebenen Stückes besitzen. Dessen Größe stimmt dagegen gut mit der eines von KAKABADZE (1971: Taf. 6, Fig. 2) abgebildeten *Colchidites colchicus* überein. Auch die Stärke und Dichte der Berippung zeigt gute Übereinstimmung. Allerdings be-

---

Tafel 3

Fig. 1: *Placenticeras gaurdakense* (LUPPOV); Taherabad-e-Turk (11/4/93-2), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 0,5.
Fig. 2: *Placenticeras* cf. *kysylkurganense* (LUPPOV); Mozduran (10/4/93-3), Lateralansicht; x 1.
Fig. 3: *Anahoplites* cf. *pleurophorus* SPATH; Darreh-Chenar (4/4/93-7), a: Lateralansicht; b: Externansicht; x 1.
Fig. 4: *Placenticeras mediasiaticum* (LUPPOV); Mozduran (10/4/93-3), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1.
Fig. 5: *Placenticeras grossouvrei* (SEMENOV); Taherabad-e-Turk (11/4/93-2), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 0,5.


a 1 b
b 3 a
2
b 4 a
b 5 a

sitzt das iranische Exemplar deutlichere Knoten und eine regelmäßigere Einschaltung von Zwischenrippen, weshalb hier auf eine exakte Zuordnung verzichtet wird.

Vorkommen: Das beschriebene Stück vom Takal-Kuh stammt aus der Sarcheshmeh-Formation.

Die Art *C. colchicus* wurde bisher mehrfach aus dem höheren Barrême der südlichen ehemaligen UdSSR beschrieben.

Gattung *Imerites* ROUCHADZÉ, 1933

Imerites favrei ROUCHADZÉ, 1933
(Taf. 8, Fig. 6)

1971 *Imerites favrei* ROUCHADZE - KAKABADZE: 41; Taf. 1, Fig. 4, 5; Taf. 2, Fig. 1, 2 (mit Synonymie).

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Shahtigh.

Beschreibung und Beziehungen: Das vorliegende Exemplar besitzt eine Höhe von ca. 25 mm. Vom hohen helicoiden Anfangsteil sind vier Windungen erhalten, die deutlich ausgeprägte Einzelrippen aufweisen. Die planspirale äußere Windung zeigt annähernd eine Ausbildung von Schaft und Haken. Auch hier sind nur Einzelrippen vorhanden, die sehr kräftig ausgebildet und in größerem Abstand angeordnet sind. Sie verbreitern sich etwas während ihres Verlaufs über die Flanken und tragen starke, etwas clavat gestaltete Ventralknoten. Wesentlich schwächere Ventrolateralknoten können angedeutet sein.

Die hohe Anfangsspirale und die weit auseinanderstehenden Einzelrippen verweisen auf die Art *I. favrei*, die sich darin von der sonst sehr ähnlichen Typusart *I. giraudi* (KILIAN, 1888) etwas unterscheidet.

Vorkommen: Ebenso wie die vorher beschriebenen Colchiditen stammt auch dieses Exemplar von *I. favrei* aus der Sarcheshmeh-Formation.

Die Art wurde bisher aus Südfrankreich und der ehemaligen südlichen UdSSR beschrieben. In letzterem Gebiet tritt sie nach Kakabadze (1971: Tab.1) im höheren Barrême auf.

Familie Hemihoplitidae SPATH, 1924

Gattung *Hemihoplites* SPATH, 1924

Hemihoplites sp.
(Taf. 8, Fig. 12)

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Kuh-e-Komer.

Beschreibung und Beziehungen: Das nur unvollständig erhaltene und etwas verdrückte Exemplar besitzt einen Durchmesser von 32 mm. Die Aufrollung ist deutlich evolut, der Querschnitt scheint hochrechteckig gewesen zu sein. Die Skulptur läßt sich nur auf der letzten Windung gut erkennen. Hier besteht sie aus rundlichen Rippen, die entweder an der Umbilikalkante einsetzten oder sich auf der Flanke einschalten. Sie queren die Flanke in ± geradem Verlauf und ziehen gerade und ohne Unterbrechung über die Externseite. In regelmäßigen Abständen treten spitze Umbilikalknoten auf, sowie etwas schwächere Externknoten.

Aufrollung, vermutlicher Querschnitt und Skulptur sprechen für eine Zugehörigkeit zur Gattung *Hemihoplites*. Eine nähere artliche Bestimmung läßt die schlechte Erhaltung allerdings nicht zu.

Vorkommen: Das beschriebene Stück wurde isoliert in den basalen Teilen der Sarcheshmeh-Formation gefunden, im unmittelbar Hangenden der Tirgan-Formation.

Die Gattung *Hemihoplites* reicht vom höheren Hauterive bis ins obere Barrême und wurde bisher aus Westeuropa sowie den südlichen Teilen der ehemaligen UdSSR beschrieben.

Familie Hamulinidae GILL, 1871

Gattung *Anahamulina* HYATT, 1900

Anahamulina nicortsmindensis (ERISTAVI, 1955)
(Taf. 8, Fig. 4)

1955 *Hamulina hamus* OOST. v. *nicortsmindensis* n. v. - ERISTAVI: 61; Taf. 2, Fig. 3.

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Donghuz-Dagh.

Beschreibung und Beziehungen: Das nur mäßig erhaltene Stück umfaßt Teile des Pro- und Retroversums sowie den Flexus (Terminologie nach VAŠÍČEK 1972: 23, vgl. auch IMMEL 1987: 125). Die Schäfte sind deutlich getrennt, der Haken asymmetrisch gebogen. Die Skulptur besteht in erster Linie aus geraden Einzelrippen, die die Flanke des Proversums schwach prorsiradiat geneigt queren, auf dem Retroversum aber nahezu rectiradiat verlaufen. Der Rippenindex, d. h. die Anzahl der Rippen auf einem Abschnitt, dessen Länge der jeweiligen Windungshöhe entspricht, be-

---

Tafel 4

Fig. 1: *Parahoplites* sp. ex gr. *P. melchioris* ANTHULA; Sanganeh (9/4/93-11), Lateralansicht; x 2/3.

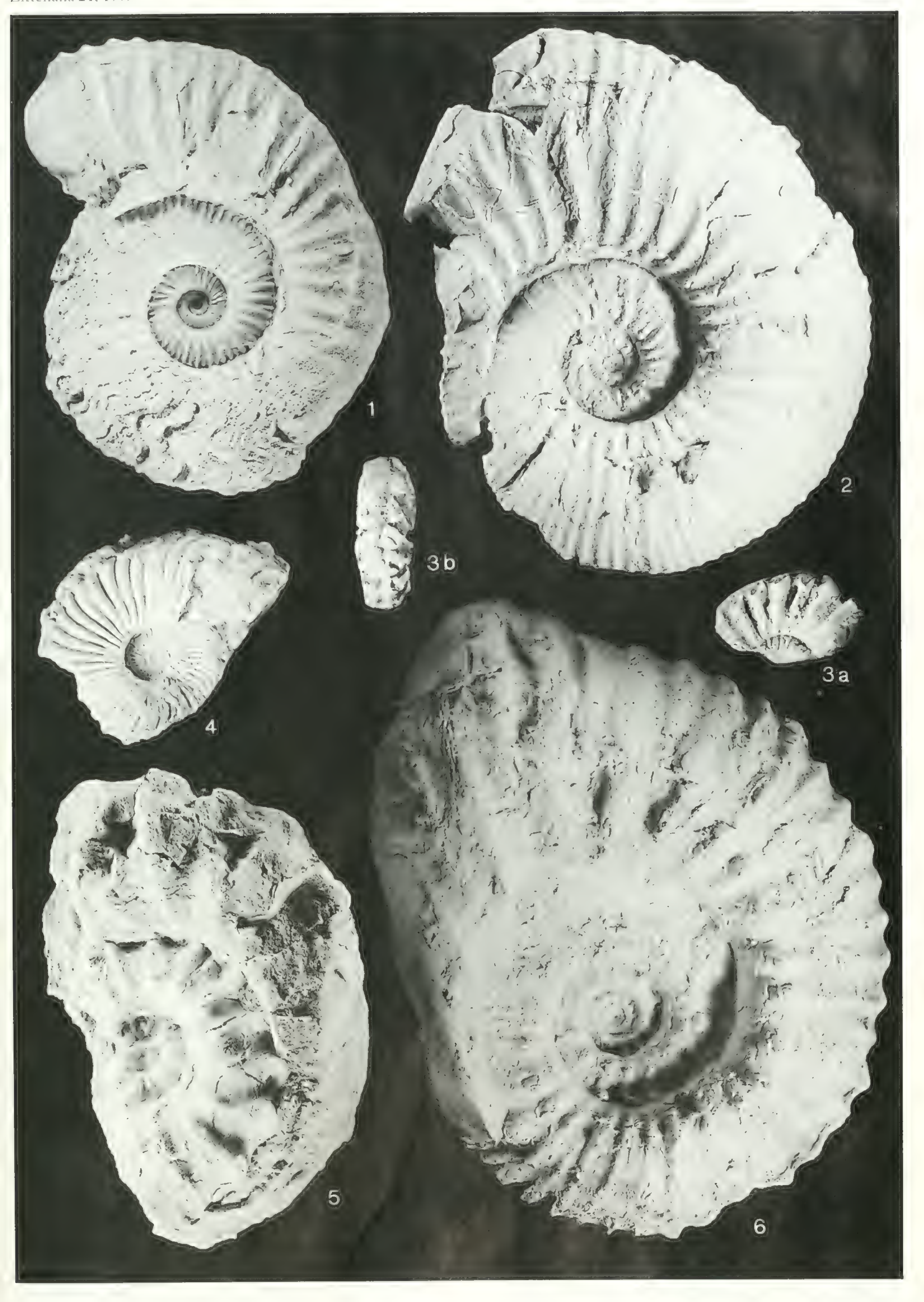
Fig. 2: *Hypacanthoplites shepherdi* CASEY; Sanganeh (9/4/93-7), Lateralansicht; x 2/3.

Fig. 3: *Leymeriella (Neoleymeriella) regularis* (BRUGIÈRE in D'ORBIGNY); Taherabad-e-Turk (11/4/93-5), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1.

Fig. 4: *Leymeriella (Leymeriella) tardefurcata* (LEYMERIE in D'ORBIGNY); Darreh-Chenar (4/4/93-5), Lateralansicht; x 1.

Fig. 5: *Cunningtoniceras cunningtoni* (SHARPE); Taherabad-e-Turk (11/4/93-2), Lateralansicht; x 2/3.

Fig. 6: *Cheloniceras (Epicheloniceras)* cf. *aphanasievi* EGOYAN; Darreh-Chenar (4/4/93-3), Lateralansicht; x 0,5.


1
2
3b
3a
4
5
6

trägt auf dem Proversum 11, auf dem Retroversum 7. Auf dem Flexus treten untergeordnet Schalt- bzw. Spaltrippen auf.

Das Fehlen einer Beknotung verweist auf die Gattung *Anahamulina*. Dabei besteht ausgezeichnete Übereinstimmung mit einem von ERISTAVI (1955) beschriebenen Exemplar aus Grusinien, das vom Autor zwar zur Gattung *Hamulina* gestellt wird, jedoch ebenfalls keine Beknotung erkennen läßt. Die vorzügliche Übereinstimmung umfaßt alle morphologischen Details, von der absoluten Größe über die Zunahme der Windungshöhe des Schaftes und den asymmetrisch gebogenen Haken bis zur Dichte der Berippung und den Rippenbifurkationen auf dem Flexus.

Vorkommen: Das hier beschriebene Stück stammt aus der Sarcheshmeh-Formation.

Die Art wurde bisher nur aus Transkaspien beschrieben, als stratigraphisches Alter gibt ERISTAVI (1955: 202, Tabelle) das unterste Apt an.

Überfamilie Turrilitaceae GILL, 1871

Familie Anisoceratidae HYATT, 1900

Gattung *Anisoceras* PICTET, 1854

Anisoceras sp. ex gr. *A. armatum* (SOWERBY, 1817)
(Taf. 8, Fig. 3)

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Darreh-Chenar.

Beschreibung und Beziehungen: Das nur sehr bruchstückhaft erhaltene Exemplar ist stark verdrückt und besitzt eine Länge von 56 mm. Die weitstehenden kräftigen Rippen vereinigen sich jeweils zu zweit an Lateral- und Externknoten.

Die Skulptur verweist klar auf die Gattung *Anisoceras*, wobei besonders enge Beziehungen zu *A. armatum* bestehen dürften (vgl. etwa einige der Abbildungen dieser Art in SCHOLZ 1979, z. B.: Taf. 2, Fig. 1, 4, 10; Taf. 3, Fig. 1, 3, 5; Taf. 4, Fig. 1, 2). Von einer direkten Zuordnung wird allerdings wegen der ungenügenden Erhaltung abgesehen.

Vorkommen: Das Stück stammt aus der Aitamir-Formation.

Die Art *A. armatum* ist weltweit verbreitet und tritt vom obersten Oberalb (Vracon) bis ins mittlere Cenoman auf.

Familie Turrilitidae GILL, 1871

Gattung *Mariella* NOWAK, 1916

Untergattung *M. (Mariella)* NOWAK, 1916

Mariella (Mariella) dorsetensis (SPATH, 1926)

1978 *Mariella (Mariella) dorsetensis* (SPATH, 1926) - KLINGER & KENNEDY: 31; Taf. 7, Fig. F; Abb. 3A, 8A (mit Synonymie).

1981 *Mariella dorsetensis* (SPATH) - SEYED-EMAMI & ARYAI: 26; Taf. 6, Fig. 5, 6. (mit Synonymie).

1982 *Mariella dorsetensis* (SPATH) - SEYED-EMAMI: 420; Abb. 2, Fig. 1, 2, 6 (mit Synonymie).

Material: 4 Exemplare wurden bereits früher von SEYED-EMAMI & ARYAI (1981) von der Lokalität Abderaz beschrieben.

Vorkommen: Die eben genannten Exemplare stammen aus der Aitamir-Formation.

Die Art *M. (M.) dorsetensis* wurde bisher aus dem Untercenoman von NW-Europa, der Schweiz, Madagascar und Zululand sowie des Zentralirans und des iranischen Koppeh-Daghs beschrieben.

Gattung *Hypoturrilites* DUBOURDIEU, 1953

Bemerkungen: Hypoturriliten aus dem iranischen Teil des Koppeh-Dagh wurden bereits von SEYED-EMAMI & ARYAI (1981) beschrieben. Neues Material ist inzwischen nicht dazugekommen. Auf eine erneute Beschreibung wird deshalb verzichtet und nur auf das jeweilige Material und sein Vorkommen verwiesen. Ferner werden in den Synonymielisten ergänzende Zitate genannt.

Hypoturrilites gravesianus (D'ORBIGNY, 1842)

1978 *Hypoturrilites gravesianus gravesianus* (D'ORBIGNY, 1842) - KLINGER & KENNEDY: 18; Taf. 4, Fig. G-H, L-M, N; Taf. 6, Fig. A, F-G; Taf. 8, Fig. A, B-C; Abb. 2A, C (mit Synonymie).

1979 *Hypoturrilites gravesianus gravesianus* (D'ORBIGNY, 1842) - KENNEDY et al.: 15; Taf. 1, Fig. 8 (mit Synonymie).

1981 *Hypoturrilites gravesianus* (D'ORBIGNY) - SEYED-EMAMI & ARYAI: 25; Taf. 6, Fig. 1, 2 (mit Synonymie).

1982 *Hypoturrilites gravesianus* (ORBIGNY) - SEYED-EMAMI: 423; Abb. 3, Fig. 1, 2, 3, 4 (mit Synonymie).

Material: 5 Exemplare von der Lokaltät Abderaz.

Vorkommen: Die Stücke stammen aus der Aitamir-Formation.

Die Art ist aus dem unteren Cenoman Europas, Nord- und Südafrikas und Madagascars sowie des Zentralirans und des Koppeh-Daghs bekannt.

Tafel 5

Fig. 1: *Hypacanthoplites uhligi* (ANTHULA); Sharak (7/4/93-2), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1.

Fig. 2: *Cheloniceras (Epicheloniceras) subnodosocostatum* (SINZOW); Sanganeh (9/4/93-7), Lateralansicht; x 1.

Fig. 3: *Cheloniceras (Epicheloniceras) waageni* (ANTHULA); Pashayol (1/4/93-4), Lateralansicht; x 2/3.

Fig. 4: *Mortoniceras (Mortoniceras)* sp. ex gr. *M. (M.) inflatum* (SOWERBY); Taherabad (9/4/93-4), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 0,5.

Fig. 5: *Hoplites (Hoplites)* cf. *baylei* SPATH; Taherabad (9/4/93-1), Lateral-/Externansicht; x 1.


1
a
b
2
3
4
b
a
5

Hypoturrilites mantelli (SHARPE, 1875)

1978 *Hypoturrilites mantelli* (SHARPE, 1857) - KLINGER & KENNEDY: 23; Taf. 5, Fig. H; Abb. 8F (mit Synonymie).

1981 *Hypoturrilites mantelli* (SHARPE) - SEYED-EMAMI & ARYAI: 25; Taf. 6, Fig. 4 (mit Synonymie).

1982 *Hypoturrilites mantelli* (SHARPE) - SEYED-EMAMI: 424; Abb. 3, Fig. 5 (mit Synonymie).

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Abderaz.

Vorkommen: Das bisher einzige Stück liegt aus der Aitamir-Formation vor.

Die Art ist aus dem Untercenoman von NW-Europa, der Schweiz, Polens und Madagascars sowie des Zentralirans und des iranischen Koppeh-Daghs beschrieben worden.

Hypoturrilites cf. *tuberculatus* (BOSC, 1801)

1981 *Hypoturrilites* cf. *tuberculatus* (BOSC) - SEYED-EMAMI & ARYAI: 25; Taf. 6, Fig. 7.

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Abderaz.

Vorkommen: Auch dieser Hypoturrilit stammt aus der Aitamir-Formation.

Die Art *H. tuberculatus* tritt gesichert im Untercenoman von NW-Europa, Polen, Madagascar und Südafrika auf.

Überfamilie Douvilleicerataceae
PARONA & BONARELLI, 1897

Familie Douvilleiceratidae PARONA & BONARELLI, 1897

Unterfamilie Roloboceratinae CASEY, 1961

Gattung *Paraspiticeras* KILIAN, 1910

Paraspiticeras percevali (UHLIG, 1883)
(Taf. 6, Fig. 4)

1883 *Aspidoceras percevali* n. sp. - UHLIG: 238; Taf. 26, Fig. 2, 3; Taf. 27, Fig. 2.

1910 *Paraspiticeras Percevali* UHL. sp. - KILIAN: 255.

1921 *Paraspiticeras percevali*, UHLIG sp. - SPATH: 316.

1957 *Paraspiticeras percevali* (UHLIG) - WRIGHT: L383; Abb. 504, 3.

1967 *Paraspiticeras percevali* (UHLIG, 1883) - DIMITROVA: 168; Taf. 86, Fig. 2.

1996 *Paraspiticeras percevali* (UHLIG) - WRIGHT: 267; Abb. 207, 3.

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Takal-Kuh.

Beschreibung und Beziehungen: Das Exemplar ist nur sehr bruchstückhaft erhalten und umfaßt knapp eine Viertelwindung einer offensichtlich sehr evoluten Form. Obwohl schwach verdrückt, läßt sich der sehr breite Querschnitt gut erkennen (Wh/Wb: ca. 0.64), mit flach nach außen stehenden Flanken und gleichmäßig gewölbter Externseite. Die Skulptur besteht aus geraden Haupt- und jeweils 1-2 Zwischenrippen. Alle Rippen setzen tief an der Umbilikalkante ein und queren die Externseite ohne Unterbrechung, wobei sie ganz leicht nach vorne gezogen werden. In ihrer Stärke unterscheiden sich Haupt- und Zwischenrippen nur geringfügig, die Hauptrippen sind in erster Linie dadurch ausgezeichnet, daß sie am Beginn der Externseite kräftige Knoten tragen.

Trotz der sehr unvollständigen Erhaltung zeigt das Stück doch eine sehr gute Übereinstimmung mit der Typusart *P. percevali*. Zwar gibt UHLIG (1883: 238) für diese Art an, daß sie auf den inneren Windungen 2-3 unbeknotete Zwischenrippen besitzt, was etwas mehr wäre, als bei dem hier beschriebenen Exemplar aus dem Koppeh-Dagh. Bei einer insgesamt so schlecht bekannten Art wie *P. percevali* genügt ein so geringfügiger Unterschied allerdings sicher nicht für die Begründung einer neuen Art.

Vorkommen: Das Stück stammt aus den obersten Bereichen der Tirgan-Formation und stellt somit den einzigen Ammoniten dar, der aus dieser Einheit aufgesammelt werden konnte.

P. percevali wurde bisher aus dem Barrême Österreichs, Südfrankreichs und Bulgariens beschrieben bzw. angeführt. Nach einer neueren Zusammenfassung von AGUIRRE-URRETA & RAWSON (1993) tritt die Gattung *Paraspiticeras* im gesamten Barrême auf, ist aber auf das Unterbarrême konzentriert (op. cit.: 58).

Unterfamilie Cheloniceratinae SPATH, 1923

Gattung *Cheloniceras* HYATT, 1903

Untergattung *C. (Epicheloniceras)* CASEY, 1954

Cheloniceras (Epicheloniceras) subnodosocostatum
(SINZOW, 1906)
(Taf. 5, Fig. 2)

1906 *Douvilleiceras subnoso-costatum* n. sp. - SINZOW: 175; Taf. 2, Fig. 1, 2, 3, 4-5, 6.

1960 *Epicheloniceras subnodosocostatum* SINZOW - DRUSHCHITS & KUDRYAVTSEV: 341; Taf. 22, Fig. 5.

1962 *Cheloniceras (Epicheloniceras) subnodosocostatum* (SINZOW) - CASEY: Abb. 88a, b-c.

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Sanganeh.

Tafel 6

Fig. 1: *Lewesiceras peramplum* (MANTELL); Mozduran (10/4/93-4), Lateralansicht; x 2/3.

Fig. 2: *Lewesiceras peramplum* (MANTELL); Abderaz (10/4/93-2), a: Lateralansicht, b: Frontalansicht; x 1.

Fig. 3: *Deshayesites latilobatus* (SINZOW); Takal-Kuh (30/3/93-1), Lateralansicht; x 2/3.

Fig. 4: *Paraspiticeras percevali* (UHLIG); Takal-Kuh (6/4/93-1), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1.


2 b
a
1
4
a b
3

Maße:	D	Wh	Wb	Nw
9/4/93-7	74	27,5 (0.37)	ca.40 (0.54)	26 (0.35)

Beschreibung und Beziehungen: Das kaum verdrückte Exemplar läßt drei Windungen des Phragmokons erkennen. Die Aufrollung ist involut, etwa die Hälfte der vorangehenden Windung wird jeweils umfaßt. Die kräftige Skulptur weist einen insgesamt recht regelmäßigen Wechsel von Haupt- und Zwischenrippen auf. Die breiten Hauptrippen setzen an der abgerundeten Umbilikalkante ein und verlaufen rectiradiat über die Flanke und Externseite. Auf der Medianen sind sie deutlich abgeschwächt. Sie tragen kräftige Umbilikal-, Lateral- und Externknoten. Die letzte halbe Windung weist 10 solcher Hauptrippen auf. Die Zwischenrippen setzen erst höher auf der Flanke ein - manchmal scheinen sie aus den Lateralknoten der Hauptrippen zu entspringen - und queren die Externseite ohne Abschwächung. Sie tragen nur angedeutete Externknoten.

Unter allen Epicheloniceraten besteht bezüglich der Aufrollung, wie auch der Dichte und Stärke der Berippung die beste Übereinstimmung mit einem von Sinzow (1906: Taf. 2, Fig. 4-5) abgebildeten Exemplar der Art *E. subnodosocostatum* aus dem Kaukasus, das von Casey (1962: Text-Fig. 88b-c) erneut abgebildet wurde.

Auffallend an dem hier beschriebenen Stück aus dem Koppeh-Dagh ist das etwas häufigere bzw. regelmäßigere Auftreten von Zwischenrippen auch auf den äußeren Windungen. Eine Abtrennung auf Artebene erscheint deshalb aber noch nicht gerechtfertigt, zumal auch das von Drushchits & Kudryavtsev (1960: Taf. 22, Fig. 5) abgebildete Exemplar zusätzliche Zwischenrippen aufweist. Keinesfalls liegen auch so zahlreiche und so tief auf der Flanke einsetzende Zwischenrippen vor, wie etwa bei der Typusart *C. (E.) tschernyschewi* (Sinzow, 1906), die erstmals aus dem nahen Mangyshlak beschrieben wurde.

Vorkommen: Das Stück stammt aus der Sanganeh-Formation.

Die Art *C. (E.) subnodosocostatum* ist bisher aus dem Oberapt des Mangyshlaks und des Kaukasus beschrieben worden.

Cheloniceras (Epicheloniceras) waageni (Anthula, 1899)
(Taf. 5, Fig. 3)

1960 *Epicheloniceras waageni* Anthula - Drushchits & Kudryavtsev: 342; Taf. 20, Fig. 1 und Taf. 21, Fig. 1 und Taf. 22, Fig. 2; Taf. 20, Fig. 2 (mit Synonymie).

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Pashayol.

Maße:	D	Wh	Wb	Wh/Wb	Nw
1/4/93-4	118	49,5 (0.42)	56 (0.47)	0.88	51 (0.43)

Beschreibung und Beziehungen: Das etwas verdrückte Exemplar zeigt auf den inneren Windungen den für Epicheloniceraten typischen Wechsel von kräftigen beknoteten Hauptrippen und schwächeren Zwischenrippen. Diese Differenzierung verschwindet im Verlauf der letzten halben Windung fast vollständig. Am Schluß liegt eine dichte, sehr gleichförmige Berippung vor, bei der alle Rippen rectiradiat über die Flanken und Externseite verlaufen und nur noch gelegentlich schwache Umbilikalknoten angedeutet sind.

Die Vereinheitlichung der Skulptur weist eindeutig auf die Art *C. (E.) waageni* hin, die sich in diesem Merkmal deutlich von allen anderen Epicheloniceraten unterscheidet.

Vorkommen: Das iranische Exemplar stammt aus der Sanganeh-Formation.

Die Art wurde bisher aus dem höheren Unter- und tieferen Ober-Apt des südlichen Bereichs der ehemaligen UdSSR beschrieben.

Cheloniceras (Epicheloniceras) cf. *aphanasievi* Egoyan, 1969
(Taf. 4, Fig. 6)

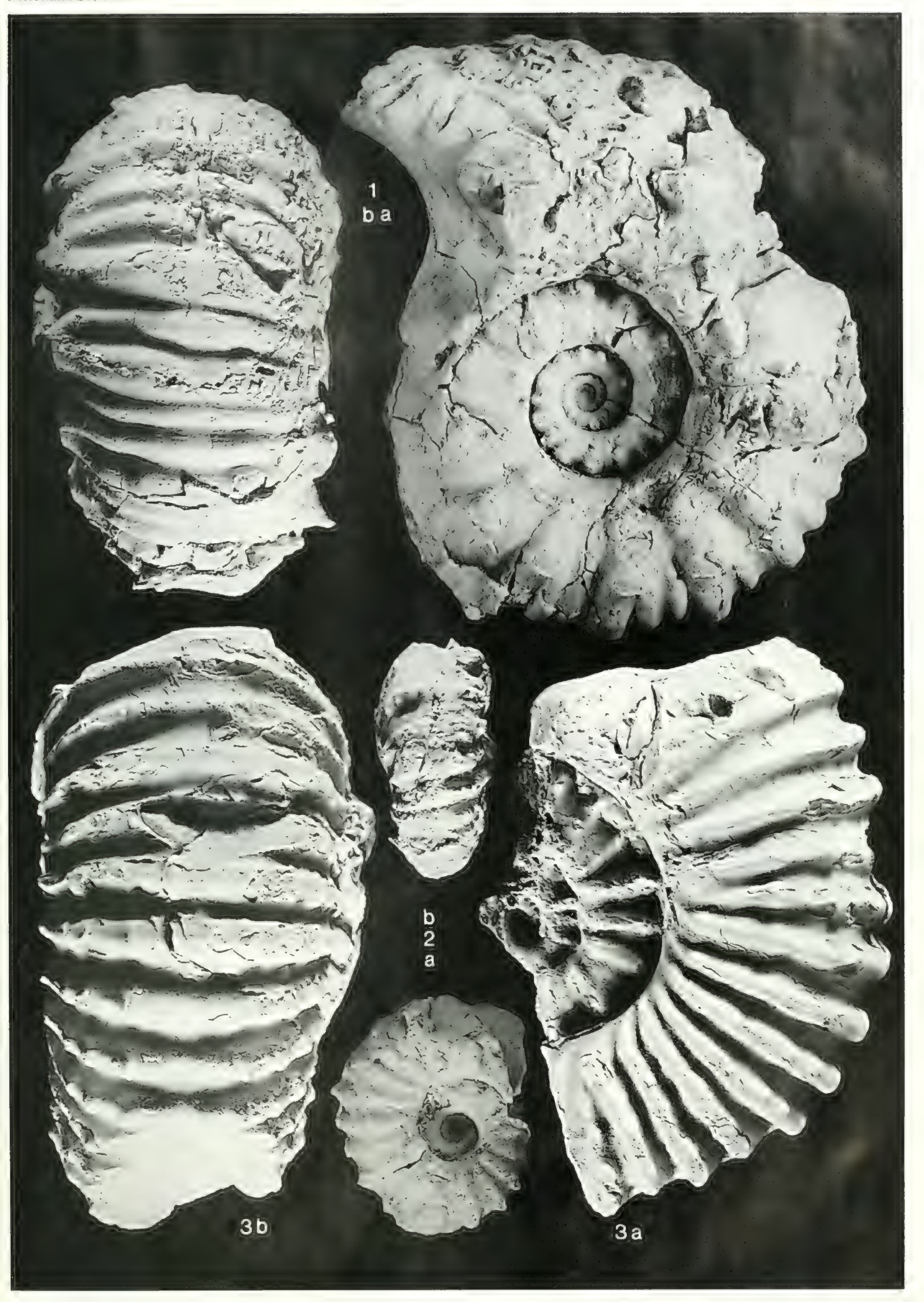
Material: Ein Exemplar von der Lokalität Darreh-Chenar.

Beschreibung und Beziehungen: Das Exemplar besitzt einen Durchmesser von ca. 260 mm und stellt den größten vorliegenden Ammoniten aus dem iranischen Koppeh-Dagh dar. Die Erhaltung, speziell der inneren Windungen, ist nur mäßig gut. Die äußere Windung zeigt einen Querschnitt, der deutlich breiter als hoch ist und eine abgeflachte Externseite aufweist. Sie zeichnet sich durch kräftige Einzelrippen aus, die entweder an der Umbilikalkante oder höher auf der Flanke einsetzen und rectiradiat über Flanken und Externseite verlaufen. Die tiefer einsetzenden Hauptrippen tragen kräftige Umbilikal- sowie schwächere Lateralknoten. Externknoten sind zunächst noch angedeutet, verschwinden aber bald, während die Umbilikalknoten weiter anschwellen.

Größe, Aufrollung und Skulptur stimmen am besten mit *C. (E.) aphanasievi* überein, dessen Holotyp (Egoyan 1969: 183; Taf. 17, Fig. 1 und Taf. 18, Fig. 1 und Taf. 19, Fig. 1 und Taf. 26, Fig. 76) allerdings nur einen Durchmesser von 182 mm besitzt. Die Erhaltung der inneren Windungen des Exemplares von Darreh-Chenar ist aber nicht gut genug, um eine zweifelsfreie Identität festzustellen.

Tafel 7

Fig. 1: *Cheloniceras (Epicheloniceras)* cf. *tzankovi* Dimitrova; Sanganeh (9/4/93-7), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 2/3.
Fig. 2: *Douvilleiceras* sp. ex gr. *D. monile* (Sowerby); Taherabad-e-Turk (11/4/93-8), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1.
Fig. 3: *Douvilleiceras* aff. *mammillatum* (Schlotheim); Amirabad (78-SE-Moj-12), a: Lateralansicht, b: Externansicht; x 1.


1
b a
b
2
a
3b
3a

Vorkommen: Das iranische Exemplar stammt aus der Aitamir-Formation.

Die Art *C. (E.) aphanasievi* wurde aus dem obersten Apt (Clansay) des westlichen Kaukasus beschrieben.

Cheloniceras (Epicheloniceras) cf. *tzankovi* Dimitrova, 1967
(Taf. 7, Fig. 1)

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Sanganeh.

Beschreibung und Beziehungen: Das nur unvollständig erhaltene Exemplar besitzt einen Durchmesser von knapp 190 mm. Die Aufrollung ist mäßig evolut, der Querschnitt deutlich breiter als hoch. Die Rippen sind auffallend kräftig und wulstig ausgebildet, Die Hauptrippen beginnen an spitzen Umbilikalknoten, gabeln an mächtigen Lateralknoten auf und queren die Externseite ohne Unterbrechung oder Abschwächung, wobei die jeweils hinteren Hauptrippen noch Externknoten tragen. Unbeknotete Zwischenrippen setzen erst höher auf der Flanke ein, sind extern aber fast so kräftig ausgebildet wie die jeweils vordere Hauptrippe.

Die sehr auffällige und kräftige Skulptur zeigt die beste Übereinstimmung mit dem von Dimitrova (1967: 174; Taf. 84, Fig. 1) aus Bulgarien beschriebenen *C. (E.) tzankovi.* Dieses Exemplar ist allerdings nur sehr unvollständig erhalten, so daß eine genaue Identifikation mit dem ebenfalls nur ungenügend erhaltenen Exemplar aus dem Iran nicht möglich ist.

Vorkommen: Das hier beschriebene Exemplar stammt aus der Sanganeh-Formation.

Die Art *C. (E.) tzankovi* wurde aus dem Oberapt Bulgariens beschrieben.

Unterfamilie Douvilleiceratinae
Parona & Bonarelli, 1897

Gattung *Douvilleiceras* Grossouvre, 1894

Douvilleiceras aff. *mammillatum* (Schlotheim, 1813)
(Taf. 7, Fig. 3)

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Amirabad.

Beschreibung und Beziehungen: Das Bruchstück umfaßt einen Ausschnitt von etwa einem Drittel der Umgänge. Die Aufrollung ist verhältnismäßig evolut, der Querschnitt breit polygonal mit abgerundeter Nabelkante und senkrechter Nabelwand. Die Berippung der Innenwindungen ist grob, weitständig und rectiradiat. Die Rippen tragen spitze Dornen am Nabel und an der Naht. Die dichterstehenden Rippen der letzterhaltenen Windung tragen auf einer Hälfte jeweils 7 Knoten, von denen die inneren drei Knoten spitz, die äußeren vier Knoten dagegen clavat ausgebildet sind.

Bei dem vorliegenden Exemplar handelt es sich zweifelsfrei um einen Douvilleiceraten aus dem Umfeld der Typusart *D. mammillatum.* Allerdings besitzt es im Gegensatz zu dessen Neotypus (vgl. Casey 1962: Taf. 41, Fig. 4) eine etwas evolutere Aufrollung und weniger dichte Berippung. Da zudem die Taxonomie der Gattung *Douvilleiceras* sehr widersprüchlich gehandhabt wird (vgl. zuletzt Seyed-Emami & Immel 1996: 21), wird hier auf eine spezifische Zuordnung verzichtet.

Vorkommen: Das beschriebene Stück stammt aus der Sanganeh-Formation.

Die Art *D. mammillatum* ist weltweit verbreitet und leitend für das obere Unteralb.

Douvilleiceras sp. ex gr. *D. monile* (Sowerby, 1816)
(Taf. 7, Fig. 2)

Material: Zwei Exemplare von der Lokalität Taherabad-e-Turk.

Beschreibung und Beziehungen: Das abgebildete kleinere, etwas verdrückte Exemplar besitzt einen mehr breiten als hohen Windungsquerschnitt. Die Skulptur besteht aus rectiradiaten Rippen, von denen bei einem Durchmesser von 45 mm etwa 19 pro Windung auftreten. Sie tragen jeweils pro Hälfte 5 oder 6 rundliche Knoten, wobei der letzte, d.h. der Medianen am nächste stehende, dornartig ausgebildet ist.

Das Stück zeigt einige Ähnlichkeit mit dem von Casey (1962: 284; Taf. 41, Fig. 2) bearbeiteten und abgebildeten Lectotyp von *D. monile.* Von dem oben beschriebenen *D.*

Tafel 8

Fig. 1: *Cunningtoniceras inerme* (Pervinquière); Taherabad-e-Turk (11/4/93-10), a: Lateralansicht, b: Frontalansicht; x 2/3.
Fig. 2: *Prodeshayesites tenuicostatus* (von Koenen); Takal-Kuh (30/3/93-1), a: Lateralansicht, b:Externansicht; x 1.
Fig. 3: *Anisoceras* sp. ex gr. *A. armatum* (Sowerby); Darreh-Chenar (4/4/93-8), Lateral-/Internansicht; x 1.
Fig. 4: *Anahamulina nicortsmindensis* (Eristavi); Donghuz-Dagh (DD/2), Lateralansicht; x 1.
Fig. 5: *Colchidites* sp. ex gr. *C. colchicus* Djanélidzé; Takal-Kuh (30/3/93-1), Lateralansicht; x 1.
Fig. 6: *Imerites favrei* Rouchadzé; Shahtigh (5/4/93-4), Lateralansicht; x 1.
Fig. 7: *Colchidites tinae* Eristavi; Takal-Kuh (6/4/93-3a), Lateralansicht; x 1.
Fig. 8: *Colchidites tenuicostatus* Kakabadze; Takal-Kuh (6/4/93-3b), Lateralansicht; x 1.
Fig. 9: *Colchidites securiformis* (Simonovich, Batsevich & Sorokin); Donghuz-Dagh (DD/1), Lateralansicht; x 1.
Fig. 10: *Colchidites tinae* Eristavi; Takal-Kuh (6/4/93-3c), Lateralansicht; x 1.
Fig. 11: *Colchidites ratshensis* Rouchadzé; Takal-Kuh (6/4/93-3d), Lateralansicht; x 1.
Fig. 12: *Hemihoplites* sp.; Kuh-e-Komer (4/4/93-9), Lateralansicht; x 1.


1
a
b
2
b
a
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

aff. *mammillatum* unterscheidet es sich in erster Linie durch die Knoten, die nie clavat ausgebildet sind. Bei den bereits erwähnten taxonomischen Unsicherheiten innerhalb der Gattung *Douvilleiceras* wird allerdings auch hier auf eine exakte artliche Zuordnung verzichtet.

Vorkommen: Das Stück stammt aus der oberen Sanganeh-Formation und wurde ca. 15 m über *Leymeriella (Neoleymeriella) regularis* gefunden.

Die Art *D. monile* tritt im oberen Unteralb (*mammillatum*-Zone) auf.

Überfamilie Deshayesitaceae STOYANOW, 1949

Familie Deshayesitidae STOYANOW, 1949

Unterfamilie Deshayesitinae STOYANOW, 1949

Gattung *Prodeshayesites* CASEY, 1961

Prodeshayesites tenuicostatus (VON KOENEN, 1902)
(Taf. 8, Fig. 2)

1967 *Prodeshayesites tenuicostatus* (VON KOENEN 1902) - KEMPER: 122; Taf. 11, Fig. 5; Taf. 12, Fig. 2, 5, 7; Taf. 13, Fig. 4, 5; Taf. 14, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6 (mit Synonymie).

Material: Etwa ein Dutzend Exemplare von der Lokalität Takal-Kuh sowie zwei Stücke von Bidak.

Maße:	D	Wh	Wb	Wh/Wb	Nw
30/3/93-1	67	25,5 (0.38)	15 (0.22)	1.7	21,5 (0.32)

Beschreibung und Beziehungen: Das am besten erhaltene Exemplar wurde vermessen und abgebildet. Es zeigt eine mäßig evolute Aufrollung und einen schmalen, deutlich hochmündigen Querschnitt. Die sehr regelmäßige Berippung besteht aus langen Haupt- und kürzeren Zwischenrippen, die sigmoidal geschwungen die Flanken queren und extern nach vorne umbiegen. Die letzte halbe Windung weist 13 Hauptrippen auf.

Gegenüber dem im Anschluß beschriebenen *Deshayesites latilobatus* (SINZOW, 1909) zeigt die hier abgebildete Art eine evolutere Aufrollung, einen schmäleren Querschnitt und keine externe Verbreitung der Rippen. Alle diese Merkmale verweisen auf die Gattung *Prodeshayesites*, im Unterschied zu *Deshayesites* KAZANSKY, 1914.

Innerhalb der Gattung *Prodeshayesites* besteht die beste Übereinstimmung der Abmessungen und Rippendichte mit Formen, die CASEY (1964: 355ff.) als *Prodeshayesites fissicostatus* (PHILLIPS, 1829) beschreibt. Wie schon früher (vgl. IMMEL 1987: 123) wird auch hier - im Anschluß an KEMPER (1967: 120f.) - dem Namen *P. tenuicostatus* der Vorrang gegeben.

Vorkommen: Die iranischen Exemplare liegen alle aus der Sarcheshmeh-Formation vor. Die Art *P. tenuicostatus* ist die Leitform für eine basale Subzone des Apts und wurde bisher aus S-England, NW-Deutschland, Bulgarien und - mit Einschränkung - den Nördlichen Kalkalpen beschrieben.

Gattung *Deshayesites* KAZANSKY, 1914

Deshayesites latilobatus (SINZOW, 1909)
(Taf. 6, Fig. 3)

1964 *Deshayesites latilobatus* (SINZOW) - CASEY: 322; Abb. 111.

1973 *Deshayesites latilobatus* SINZOW - GLAZUNOVA: 125; Taf. 78, Fig. 3 und Taf. 79, Fig. 1 (mit Synonymie).

Material: Zwei Exemplare von der Lokalität Takal-Kuh sowie ein Exemplar von der Lokalität Bidak.

Beschreibung und Beziehungen: Das am besten erhaltene und hier abgebildete Exemplar besaß einen Durchmesser von ca. 135 mm. Die Aufrollung ist mäßig involut, der Querschnitt deutlich höher als breit, mit abgeflachten, zur Externseite hin konvergierenden Flanken und abgerundeter Externseite. Die Skulptur besteht aus einem regelmäßigen Wechsel von Haupt- und Zwischenrippen. Die Hauptrippen setzen an der Umbilikalkante mit einer radialen Verdickung ein, sie queren die Flanke mit sigmoidalem Schwung und biegen extern unter geringfügiger Verbreiterung deutlich nach vorne vor. Die Zwischenrippen setzen jeweils erst auf der tieferen Flanke ein und entsprechen in ihrem Verlauf und ihrer Ausbildung den Hauptrippen.

Die beste Übereinstimmung besteht zu *D. latilobatus*. Wie bereits CASEY (1964: 321) betont, unterscheidet sich diese Art von dem nahverwandten *D. fittoni* CASEY, 1961 durch seine Größe und den weniger geschwungenen Verlauf der Rippen.

Vorkommen: Die iranischen Exemplare stammen aus der Sarcheshmeh-Formation.

Die Art ist bisher aus dem unteren Apt des Südens der ehemaligen UdSSR sowie aus Nordwestdeutschland beschrieben worden.

?Familie Parahoplitidae SPATH, 1922

Unterfamilie Acanthohoplitinae STOYANOW, 1949

Gattung *Hypacanthoplites* SPATH, 1923

Hypacanthoplites shepherdi CASEY, 1965
(Taf. 4, Fig. 2)

1965 *Hypacanthoplites shepherdi* sp. nov. - CASEY: 452; Taf. 76, Fig. 1, 2; Abb. 169 (mit Synonymie).

Material: Zwei Exemplare von der Lokalitä Sanganeh.

Maße:	D	Wh	Wb	Wh/Wb	Nw
9/4/93-8	240	85,5 (0.36)	68,5 (0.29)	1.25	83,5 (0.35)
9/4/93-7	165	64 (0.39)	ca. 49 (0.30)	ca. 1.31	49 (0.30)

Beschreibung und Beziehungen: Die Aufrollung der Stücke ist mäßig evolut, der Querschnitt stets hochmündig, mit zunächst abgeflachten Flanken und ebensolcher Externseite. Auf der äußeren Windung zeigen Flanken und Externseite dann eine gleichmäßige Wölbung. Die Berippung ist dicht und verhältnismäßig fein. Längere Hauptrippen setzen mit radialer Verdickung an den Umbilikalkanten ein, queren leicht geschwungen die Flanke

und ziehen dann gerade über die Externseite, wobei zunächst Externknoten ausgebildet werden, die im Verlauf der Ontogenie verschwinden. Dazwischen schalten sich etwa auf der Flankenmitte oder höher 1-2 Zwischenrippen ein, die in ihrer Stärke den Hauptrippen entsprechen.

Die Entwicklung des Querschnitts und der Skulptur verweisen klar auf die Gattung *Hypacanthoplites.* Die beträchtliche Größe paßt am besten zu der Art *H. shepherdi.* Die Innenwindungen sind nur schwer von Formen aus dem Mangyshlak zu unterscheiden, wie etwa *H. crassus* (SINZOW, 1907) oder *H. latus* (SINZOW, 1907), deren Flankenwölbung aber bereits früher einsetzt und von denen bisher keine vergleichbar großen Exemplare bekannt geworden sind.

Vorkommen: Die iranischen Exemplare stammen aus der Sanganeh-Formation.

Die Art wurde bisher nur aus dem obersten Apt und dem tiefsten Alb von Südengland beschrieben.

Hypacanthoplites uhligi (ANTHULA, 1899)
(Taf. 5, Fig. 1)

1980b *Hypacanthoplites uhligi* (ANTHULA) - SEYED-EMAMI: 722; Abb. 4, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7; Abb. 5, Fig. 2, 4; Abb. 6 (mit Synonymie).

Material: Bereits früher wurde von SEYED-EMAMI (1980b) eine reiche Fauna mit über 100 Exemplaren von der Lokalität Amirabad beschrieben. Zu diesem Material tritt nun noch ein Stück von der Lokalität Sharak, das hier abgebildet wird (s. Taf. 5, Fig. 1).

Vorkommen: Alle Exemplare stammen aus der Sanganeh-Formation.

Die Art wurde aus dem oberen Apt des Kaukasus und des Koppeh-Daghs beschrieben.

Unterfamilie Parahoplitinae SPATH, 1922

Gattung *Parahoplites* ANTHULA, 1899

Parahoplites sp. ex gr. *P. melchioris* ANTHULA, 1899
(Taf. 4, Fig. 1)

Material: Ein Exemplar von der Lokalität Sanganeh.

Beschreibung und Beziehungen: Das nur unvollständig erhaltene Exemplar besaß einen Durchmesser von ca. 145 mm. Die Aufrollung ist mäßig evolut, der Querschnitt hochmündig, mit etwas abgeflachten Flanken und gut gerundeter Externseite. Die Berippung ist auf den inneren Windungen dicht und verhältnismäßig fein, auf der äußeren Windung wird der Abstand zwischen den kräftigeren Rippen deutlich weiter. In erster Linie treten Hauptrippen auf, die an der Umbilikalkante einsetzen und die Flanken mit geringfügigem Schwung queren. Daneben treten auf den Innenwindungen regelmäßig Zwischenrippen auf, die auf der höheren Flanke einsetzen, oder die Hauptrippen gabeln sich auf. Auf der äußeren Windung treten die Zwischenrippen zurück.

Die Innenwindungen des Stückes zeigen einige Übereinstimmungen mit einem Exemplar von *P. melchioris*, das aus dem südlichen Bereich der ehemaligen UdSSR beschrieben wurde (vgl. DRUSHCHITS & KUDRYAVTSEV 1960: 314; Taf. 2, Fig. 1). Allerdings ist bei dem iranischen Exemplar die Aufrollung etwas evoluter und die Berippung etwas dichter, so daß von einer exakten Zuordnung abgesehen wird.

Vorkommen: Das Stück stammt aus der Sanganeh-Formation, und zwar aus einem Horizont ca. 250 m unterhalb der Basis der Aitamir-Formation, in dem Ammoniten z. T. in Form regelrechter Ammonitenbrekzien auftreten.

Die Art *P. melchioris* wurde bisher nur aus dem südlichen Bereich der ehemaligen UdSSR beschrieben und tritt dort nach DRUSHCHITS & KUDRYAVTSEV (1960: 350, Tab. 12) im höheren Unterapt auf.

3. DISKUSSION

In Tabelle 1 sind alle beschriebenen bzw. genannten Ammoniten und ihr Auftreten in den untersuchten Profilen zusammenfassend angeführt. In Verbindung mit ihrer Verteilung auf die einzelnen Formationen und ihrer stratigraphischen Reichweite läßt die Auswertung dieser Fauna eindeutig erkennen, daß die Formationsgrenzen im Koppeh-Dagh nicht isochron, sondern diachron verlaufen (vgl. Abb. 2). Diese Feststellung steht im deutlichen Gegensatz zu allen bisherigen Darstellungen, bei denen die Grenzen der einzelnen Formationen zumeist streng als Isochronen dargestellt sind.

Dabei sollte z.B. die Sarcheshmeh-Formation ganz auf das Apt beschränkt sein. Im westlichen Teil des Gebietes umfaßt sie aber - wie das Auftreten von Colchiditen belegt - eindeutig auch Teile des oberen Bârreme (vgl. Abb. 3, Profil 9: Takal-Kuh und Profil 10: Donghuz-Dagh). Ebenso wurde bisher angenommen, daß die Aitamir-Formation erst im höheren Alb einsetzen sollte. Die neuen Ammonitenfunde belegen aber eindeutig ein deutlich früheres Einsetzen. Speziell der Fund einer *L. (Leymeriella) tardefurcata* hoch in der Aitamir-Formation der Lokalität Dasht-e-Tarik (vgl. Abb. 3, Profil 1) läßt ein Einsetzen bereits im Apt als sicher erscheinen.

Neben dieser stratigraphischen Neubewertung der Kreide-Formationen des Koppeh-Dagh gibt die Zusammensetzung der Fauna aber auch Hinweise auf die paläogeographische Position des Koppeh-Dagh zur Kreidezeit, speziell zu deren mittleren Abschnitt. Insgesamt weist die

Profile: / Ammoniten:	Dasht-e-Tarik	Pashayol	Darreh-Chenar	Sharak	Sanganeh	Darghaz	Abderaz	Mozduran	Takal-Kuh	Donghuz-Dagh	Bidak	Sheikh	Kuh-e-Komer	Shahtigh	Taherabad	Amirabad	Taherabad-e-Turk
Uhligella sp																	●
Beudanticeras sp.ex gr. *B.newtoni*																	●
Lewesiceras peramplum							●	●									
Lewesiceras cf. *asiaticum*							●										
Anahoplites daviesi						●											
Anahoplites sinzowi		●															
Anahoplites cf. *pleurophorus*			●														
Anahoplites cf. *planus*		●	●														
Hoplites (Isohoplites) aff. *eodentatus*	●																
Hoplites (Hoplites) cf. *baylei*															●		
Epihoplites (Epihoplites) aff. *denarius*															●		
Semenoviceras cf. *tamalakensis*						●											
Semenoviceras aff. *gracilis*						●											
Callihoplites sp			●														
Hyphoplites arausionensis								●									
Hyphoplites crassofalcatus							●										
Schloenbachia ssp.ex gr. *Sch.varians*							●					●					●
Placenticeras gaurdakense												●					●
Placenticeras grossouvrei																	●
Placenticeras mediasiaticum								●								●	
Placenticeras cf. *kysylkurganense*								●									
Leymeriella (Leymeriella) tardefurcata	●		●									●					
Leymeriella (Neoleymeriella) regularis																	●
Mortoniceras (Mortoniceras) sp.ex gr. *M.(M.) inflatum*															●		
Mantelliceras mantelli							●					●					
Mantelliceras cantianum							●										
Mantelliceras saxbii							●					●					●
Acanthoceras tapara								●									
Cunningtoniceras cunningtoni																	●
Cunningtoniceras inerme																	●
Colchidites securiformis										●							
Colchidites ratshensis									●								
Colchidites tinae									●								
Colchidites tenuicostatus									●								
Colchidites sp.ex gr. *C.colchicus*									●								
Imerites favrei														●			
Hemihoplites sp.													●				
Anahamulina nicortsmindensis										●							
Anisoceras sp.ex gr. *A.armatum*			●														
Mariella (Mariella) dorsetensis							●										
Hypoturrilites gravesianus							●										
Hypoturrilites mantelli							●										
Hypoturrilites cf. *tuberculatus*							●										
Paraspiticeras percevali									●								
Cheloniceras (Epicheloniceras) subnodosocostatum					●												
Cheloniceras (Epicheloniceras) waageni		●															
Cheloniceras (Epicheloniceras) cf. *aphanasievi*			●														
Cheloniceras (Epicheloniceras) cf. *tzankovi*					●												
Douvilleiceras aff. *mammillatum*																●	
Douvilleiceras sp.ex gr. *D.monile*																	●
Prodeshayesites tenuicostatus									●		●						
Deshayesites latilobatus									●		●						
Hypacanthoplites shepherdi					●												
Hypacanthoplites uhligi				●												●	
Parahoplites sp.ex gr. *P.melchioris*					●												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17

Tab. 1: Fauneninhalt der Ammoniten-Fundstellen des iranischen Koppeh-Dagh. Die Anordnung der Profile entspricht der in Abb. 3. Die Querstriche grenzen jeweils einzelne Familien ab.

Ammonitenfauna deutlich einen borealen, weitgehend auch europäischen Einfluß auf und stimmt gut mit den Faunen des nördlicheren Transkaspiens und denen des Zentralirans überein. Die Übereinstimmung mit dem übrigen Transkaspien ist besonders im Bârreme und Apt sehr eng, wie speziell durch die auftretenden Colchiditen und Deshayesiten belegt wird. Im Alb und im Cenoman scheint die Ammonitenfauna des iranischen Koppeh-Dagh aber gegenüber den im Norden angrenzenden Gebieten Transkaspiens verarmt zu sein. So liegen aus dem unteren Alb des iranischen Koppeh-Dagh z.B. bisher keine Vertreter der Gattungen *Cleoniceras* PARONA & BONARELLI, 1897, *Sonneratia* BAYLE, 1878 oder *Otohoplites* STEINMANN, 1925 vor, die weiter nördlich aber durchaus vorkommen.

Auch zum Zentraliran bestehen deutliche faunistische Übereinstimmungen. Diese werden aber erst zu einem späteren Zeitpunkt herausgebildet und beziehen sich noch nicht auf das Bârreme. Aus diesem Zeitabschnitt liegen aus dem Zentraliran nur wenige fragmentarische Stücke vor, u. a. das eines *Hemihoplites soulieri* (MATHERON, 1879) (s. SEYED-EMAMI et al. 1971: 10, dort als *Matheronites soulieri* MATH. bezeichnet). Die oben aus dem Koppeh-Dagh angeführte Gattung *Colchidites* ist dagegen bisher aus dem Zentraliran noch nicht nachgewiesen. Die im Zentraliran deutlich länger anhaltende Fazies der Orbitolinenkalke (vgl. Abb. 2) läßt eine dem Koppeh-Dagh unmittelbar vergleichbare Ammonitenfauna in diesem frühen Zeitabschnitt aber auch nicht erwarten. Im Apt besteht dann bereits eine bessere Übereinstimmung, da auch im Zentraliran Gattungen wie *Deshayesites* und *Cheloniceras* nicht selten auftreten (vgl. SEYED-EMAMI et al. 1971: 10).

Zusammenfassend gesagt, nimmt der iranische Koppeh-Dagh eine biogeographisch vermittelnde Position ein zwischen den nördlicheren Bereichen Transkaspiens, etwa dem Mangyshlak, und dem südlicheren Zentraliran. Konsequenterweise machen sich die engen Beziehungen nach Norden früher bemerkbar. Die schrittweise Angleichung der Fauna entspricht der stufenweisen Annäherung und Vereinigung einzelner Krusteneinheiten am Nordrand der Tethys, wie sie in modernen plattentektonischen Übersichten dargestellt werden (s. etwa ŞENGÖR 1990). Bemerkenswert bleibt dabei die Feststellung, daß die Zusammensetzung der Kreide-Fauna des Koppeh-Dagh zu allen Zeiten auch eine gewisse Selbständigkeit aufweist.

4. LITERATUR

AFSHAR-HARB, A. (1979): The stratigraphy, tectonics and petroleum geology of the Kopet Dagh region, northern Iran. - Unpubl. Ph. D. Thesis Univ. London, 316 S.; 40 Abb., 20 Tab., 4 geol. Kt. (1 : 250.000), 1 tekt. Kt. (1 : 500.000), London.

-- (1994): Geology of the Kopet-Dagh. - Treatise on the Geology of Iran, **11**: 275 S., 61 Abb., Tehran (pers.).

AGUIRRE-URRETA, M. B. & RAWSON, P. F. (1993): The Lower Cretaceous Ammonite *Paraspiticeras* from the Neuquen Basin, West-Central Argentina. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **188**: 51-69, 9 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

CASEY, R. (1954): New genera and subgenera of Lower Cretaceous ammonites. - J. Washington Acad. Sci., **44**: 106-115, 10 Abb.; Washington.

-- (1960 - 1980): A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand. - Palaeontogr. Soc. Monogr., 660 S., 254 Abb., 112 Taf.; London.

DELAMETTE, M. & KENNEDY, W. J. (1991): Cenomanian ammonites from the condensed deposits of the Helvetic Domain (western Alps, France and Switzerland). - J. Paleontol., **65**: 435-465, 17 Abb., 1 Tab.; Ithaca.

DESTOMBES, P. (1979): Les Ammonites de l'Albien inférieur et moyen dans le stratotype de l'Albien: gisements, paléontologie, biozonation. - In: L'Albien de l'Aube. Les stratotypes Français, **5**: 51-194, 18 Abb., 27 Taf.; Paris.

DESTOMBES,P., JUIGNET, P. & RIOULT, M. (1973): Ammonites de l'Aptien - Albien du Bec de Caux, Normandie (NW France). - Bull. Soc. Géol. Normandie et Amis Muséum du Havre, **61**: 49-106, 12 Abb., 5 Taf.; Le Havre.

DIMITROVA, N. (1967): Les fossiles de Bulgarie. IV. Crétacé inférieur. Cephalopoda (Nautiloidea et Ammonoidea). - Acad. Bulgare Sci., 236 S., 93 Abb., 1 Tab., 1 Kt., 93 Taf.; Sofia (bulg., mit frz. Résumé).

DRUSHCHITS, V. V. & KUDRYAVTSEV, M. P. (Red.) (1960): Atlas der Unterkreidefauna des nördlichen Kaukasus und der Krim, 701 S., 149 Abb., 138 Taf.; Moskau (russ.).

EGOYAN, V. L. (1969): Ammoniten aus dem Clansay des westlichen Kaukasus. - Trudy Krasnodar. Fil. VNII, **19**: 126-188, 26 Taf.; Moskau (russ.).

ERISTAVI, M. S. (1955): Unterkreide-Fauna Grusiniens. - Akad. Nauk. Grus. SSR., Inst. Geol. Min. Monogr., **6**: 224 S., 25 Abb., 3 Tab., 8 Taf.; Tiflis (russ.).

FÖLLMI, K. B. (1989): Beschreibung neugefundener Ammonoidea aus der Vorarlberger Garschella-Formation (Aptian-Albian). - Jb. Geol. B.-A., **132**: 105-189, 3 Abb., 9 Tab., 13 Taf.; Wien.

GLAZUNOVA, A. E. (1953): Apt- und Alb-Ammoniten des Koppeh-Dagh, des Kleinen und Großen Balkangebirges und des Mangyshlak, 156 S., 45 Abb., 3 Tab., 27 Taf.; Moskau (russ.).

-- (1973): Paläontologische Grundlagen der stratigraphischen Gliederung der Kreideablagerungen an der Wolga. Unterkreide, 324 S., 56 Abb., 123 Taf.; Moskau (russ.).

HANCOCK, J. M. (1991): Ammonite scales for the Cretaceous System. - Cret. Res., **12**: 259-291, 12 Tab.; London.

ILJIN, V. D. (1959): Stratigraphie der Oberkreide-Ablagerungen von West-Usbekistan und benachbarter Gebiete von Turkmenistan. - Trudy Vses. N.-Issl. Geol. Inst., **23**: 181-222, 8 Taf.; Leningrad (russ.).

IMMEL, H. (1987): Die Kreideammoniten der Nördlichen Kalkalpen. - Zitteliana, **15**: 3-163, 5 Abb., 19 Tab., 14 Taf.; München.

IMMEL, H. & SEYED-EMAMI, K. (1985): Die Kreideammoniten des Glaukonitkalkes (O. Alb - O. Cenoman) des Kolah-Qazi-Gebirges südöstlich von Esfahan (Zentraliran). - Zitteliana, **12**: 87-137, 5 Abb., 2 Tab., 7 Taf.; München.

KAKABADZE, M. V. (1971): Die Colchiditen und ihre stratigraphische Bedeutung. - Akad. Nauk. Grus. SSR, Geol. Inst. Trudy, N. S., **26**: 118 S., 68 Abb., 2 Tab., 22 Taf.; Tiflis (russ.).

KALANTARI, A. (1969): Foraminifera from the Middle Jurassic - Cretaceous successions of Koppet-Dagh Region (N. E. Iran). - National Iranian Oil Company Geol. Laborat., **3**: 298 S., 3 Tab., 26 Taf.; Tehran.

KEMPER, E. (1967): Die älteste Ammoniten-Fauna im Aptium Nordwest-Deutschlands. - Paläont. Z., **41**: 119-131, 1 Abb., Taf. 11-14; Stuttgart.

KENNEDY, W. J., CHAHIDA, M. R. & DJAFARIAN, M. A. (1979): Cenomanian cephalopods from the Glauconitic Limestone southeast of Esfahan, Iran. - Acta Palaeont. Polon., **24**: 3-50, 2 Abb., Taf. 1-8; Warschau.

KENNEDY, W. J. & HANCOCK, J. M. (1978): The Mid-Cretaceous of the United Kingdom. - Ann. Mus. Hist. nat. Nice, **4**: V.1-V.72, 10 Abb., 4 Tab., 30 Taf.; Nizza.

KENNEDY, W. J. & WRIGHT, C. W. (1981): Desmoceratacean ammonites from the type Turonian. - Palaeontology, **24**: 493-506, 3 Abb., Taf. 74-76; London.

KILIAN, W. (1907 - 1913): Unterkreide / Palaeocretacicum. - In: FRECH, F. (Hrsg.): Lethaea geognostica. II: Das Mesozoicum. 3. Kreide, 1. Abt.: Unterkreide / Palaeocretacicum, 398 S., 14 Taf.; Stuttgart.

KLINGER, H. C.; KAKABADZE, M. V. & KENNEDY, W. J. (1984): Upper Barremian (Cretaceous) heteroceratid ammonites from South Africa and the Caucasus and their palaeobiogeographic significance. - J. moll. Stud., **50**: 43-60, 10 Abb.; London.

KLINGER, H. C. & KENNEDY, W. J. (1977): Cretaceous faunas from Zululand, South Africa and southern Mozambique. The Aptian Ancyloceratidae (Ammonoidea). - Ann. S. Afr. Mus., **73**: 215-359, 89 Abb.; Kapstadt.

-- (1978): Turrilitidae (Cretaceous Ammonoidea) from South Africa, with a discussion of the evolution and limits of the family. - J. moll. Stud., **44**: 1-48, 11 Abb., 9 Taf.; London.

LUPPOV, N. P. (1963): Neue Cenoman- und Unterturon-Ammoniten der Gattung *Placenticeras* aus Mittel-Asien. - Trudy Vses. N.-Issl. Geol. Inst. (VSEGEI), N. S., **109**: 142-158, 9 Abb., Taf. 1-6; Leningrad (russ.).

MARCINOWSKI, R. & NAIDIN, D. P. (1976): An Upper Albian ammonite fauna from Crimea. - Acta geol. Polon., **26**: 83-118, 6 Abb., 4 Tab., 9 Taf.; Warschau.

MARCINOWSKI, R. & WIEDMANN, J. (1990): The Albian ammonites of Poland. - Palaeontol. Polonica, **50**: 94 S., 27 Abb., 7 Tab., 25 Taf.; Warschau.

OWEN, H. G. (1971): Middle-Albian Stratigraphy in the Anglo-Paris Basin. - Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Geol.) Suppl., **8**: 164 S., 52 Abb., 3 Taf.; London.

ROUCHADZÉ, J. (1933): Les ammonites aptiennes de la Géorgie occidentale. - Bull. Inst. géol. Géorgie, **1**: 165-273, 54 Abb., 22 Taf.; Tiflis.

SAVELIEV, A. A. (1992): Unteralb-Ammoniten vom Mangyshlak (Systematik und Stratigraphie), 223 S., 37 Abb., 5 Tab., 48 Taf.; St. Petersburg (russ.).

SCHOLZ, G. (1979): Die Ammoniten des Vracon (Oberalb, *dispar*-Zone) des Bakony-Gebirges (Westungarn) und eine Revision der wichtigsten Vracon-Arten der westmediterranen Faunenprovinz. - Palaeontographica A, **165**: 1-136, 41 Abb., 30 Taf.; Stuttgart.

ŞENGÖR, A. M. C. (1990): A new model for the late Palaeozoic-Mesozoic tectonic evolution of Iran and implications for Oman. - Geol. Soc. Spec. Publ., **49**: 797-831, 7 Abb.; London.

SEYED-EMAMI, K. (1980a): *Leymeriella* (Ammonoidea) aus dem unteren Alb von Zentraliran. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **20**: 17-27, 1 Abb., Taf. 2-3; München.

-- (1980b): Parahoplitidae (Ammonoidea) aus dem Nordost- und Zentraliran. - N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Jg. **1980**: 719-737, 6 Abb.; Stuttgart.

-- (1982): Turrilitidae (Ammonoidea) aus dem Glaukonitkalk bei Esfahan (Zentraliran). - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **163**: 417-434, 4 Abb.; Stuttgart.

SEYED-EMAMI, K. & ARYAI, A. A. (1981): Ammoniten aus dem unteren Cenoman von Nordostiran (Koppeh-Dagh). - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 23-39, 1 Abb., Taf. 6-9; München.

SEYED-EMAMI, K., BRANTS, A. & BOZORGNIA, F. (1971): Stratigraphy of the Cretaceous Rocks southeast of Esfahan. - Geol. Surv. Iran Report, **20**: 5-40, 7 Abb., 1 Tab., 5 Taf., Tehran.

SEYED-EMAMI, K., FORSTER, R. & MOJTEHEDI, A. (1984): Ammoniten aus dem mittleren Cenoman von Nordost -Iran (Koppeh-Dagh). - N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Jg. **1984**: 159-172, 6 Abb.; Stuttgart.

SEYED-EMAMI, K. & IMMEL, H. (1996): Ammoniten aus dem Alb (Höhere Unterkreide) des Zentralirans. - Palaeontographica A, **241**: 1-26, 7 Abb., 1 Tab., 7 Taf.; Stuttgart.

SEYED-EMAMI, K., IMMEL, H. & ALAVI-NAINI, M. (1993): Neue Leymeriellen (Kreide-Ammoniten) aus dem tieferen Unteralb (*tardefurcata*-Zone) des nördlichen Zentralirans. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **187**: 325-343, 28 Abb.; Stuttgart.

SIMONOVICH, S., BATSEVICH, L. & SOROKIN, A. (1875): Materialien zur Geologie des Kaukasus. Geologische Beschreibung von Teilen von Kutais, Lechkhumski, Senakski und des Landkreises Zugdidski des Gouvernements Kutais, 191 S., 8 Taf.; Tiflis (russ.).

SINZOW, I. (1906): Die Beschreibung einiger *Douvilleiceras*-Arten aus dem Oberen Neocom Russlands. - Verh. russ.-kaiserl. mineral. Ges., (2), **44**: 157-197, 5 Abb., 5 Taf.; St. Petersburg.

SPATH, L. F. (1921): On Cretaceous Cephalopoda from Zululand. - Ann. S. Afr. Mus., **12**: 217-321, 1 Abb., 1 Tab., Taf. 19-26; Kapstadt.

-- (1923 - 1943): A monograph of the Ammonoidea of the Gault. - Palaeontogr. Soc. Monogr., 787 S., 248 Abb., 4 Tab., 72 Taf.; London.

THOMEL, G. (1972): Les Acanthoceratidae cénomaniens des chaînes subalpines méridionales. - Mém. Soc. géol. France, N. S., **51**: 204 S., 4 Abb., 1 Tab., 4 Kt., 88 Taf.; Paris.

-- (1992): Ammonites du Cénomanien et du Turonien du Sud-Est de la France, 805 S., 190 Abb., 130 Taf.; Nizza.

UHLIG, V. (1883): Die Cephalopodenfauna der Wernsdorfer Schichten. - Denkschr. k. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **46**: 127-290, Taf. 1-32; Wien.

VAŠÍČEK, Z. (1972): Ammonoidea of the Těšín-Hradiště-Formation (Lower Cretaceous) in the Moravskoslezské Beskydy Mts. - Rozpr. Ustr. Ust. geol., **38**: 103 S., 21 Abb., 5 Tab., 16 Taf.; Prag.

WRIGHT, C. W. (1957): Systematic description of Mesozoic ammonoidea (pars: Cretaceous). - Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. L (Mollusca 4): L128-L337, Abb. 162-555, Tab. 4; Lawrence.

-- (1996): Cretaceous Ammonoidea. - Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. L (Mollusca 4, Revised), Vol. 4: XX + 362 S., 216 Abb., 2 Tab.; Lawrence and Boulder.

WRIGHT, C. W. & KENNEDY, W. J. (1984 - 1996): The Ammonoidea of the Lower Chalk. - Palaeontogr. Soc. Monogr., 403 S., 156 Abb., 124 Taf.; London.

Zitteliana

Abhandlungen
der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie

22

KIRSTEN PETER

Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

URSULA B. GÖHLICH

The Avifauna of the Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen (Bavaria, Southern Germany)

MÜNCHEN 2002

Zitteliana	**22**	190 Seiten	12 Tafeln	München, 30. 12. 2002	ISSN 0373-9627

ERRATA
ZITTELIANA 22

We kindly ask to apologize the following printing errors:

p. 171:	for 'Credin¸a'	read 'Credinţa'
p. 172, 182, 185, 190:	for 'MLÍKOVSK›'	read 'MLÍKOVSKÝ'
p. 180, 189:	for 'BOCHENSKI'	read 'BOCHEŃSKI'
p. 187:	for 'BOCHE-SKI'	read 'BOCHEŃSKI'
p. 180, 181:	for '©VEC'	read 'ŠVEC'

Zitteliana

Abhandlungen
der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie

22

KIRSTEN PETER

Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)



URSULA B. GÖHLICH

The Avifauna of the Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen (Bavaria, Southern Germany)

MÜNCHEN 2002

Zitteliana	22	190 Seiten	12 Tafeln	München, 30. 12. 2002	ISSN 0373-9627

Herausgeber: Prof. Dr. Reinhold Leinfelder

Redaktion: Dr. Winfried Werner

Bildbearbeitung und Layout: Markus Moser

Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie

Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München, Deutschland

http://www.palaeo.de/muenchen

email: pal.sammlung@lrz.uni-muenchen.de

ISSN 0373-9627

Druck: Gebr. Geiselberger GmbH, Altötting

Umschlagbild:

Plesiaceratherium fahlbuschi (Heissig, 1972); Rekonstruktion und Oberkieferzahnreihe (Komposit)

Zitteliana	22	3-168	89 Abb., 111 Tab., 10 Taf.	München, 30.12.2002	ISSN 0373-9627

Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)*

Von

KIRSTEN PETER

„A clear conception of phylogeny is an essential preliminary to taxonomy; the nomenclature of rhinoceroses is still, as my friend Schlosser expresses it, ‚ein wahres Elend'; in no European or American museums are the rhinoceroses properly identified or catalogued."

aus: H. F. OSBORN (1900): Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., **13**: 230; New York.

KURZFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurden isolierte Zähne und Kieferfragmente der drei Nashorn-Arten *Prosantorhinus germanicus* (WANG), *Plesiaceratherium fahlbuschi* (HEISSIG) und *Lartetotherium sansaniense* (LARTET) aus Sandelzhausen (Bayern) erstmals umfassend dargestellt, d.h. ca. 1800 Einzelzähne den jeweiligen Zahnpositionen zugeordnet, systematisch bestimmt, vermessen, beschrieben, gezeichnet und die Variabilität – besonders der Backenzähne – erfaßt und durch Diagramme verdeutlicht. Bei den Backenzähnen von *Prosantorhinus germanicus* ist die Variabilität am M^1 und am M_2 am größten. Die Variabilität der Zähne von *Plesiaceratherium fahlbuschi* ist insgesamt geringer als die von *Prosantorhinus germanicus*. Die größte Variabilität ist am ersten unteren Backenzahn (P_1) von *Plesiaceatherium fahlbuschi* in Bezug auf die metrischen Merkmale zu verzeichnen.

Die Darstellung anhand von Zeichnungen, Beschreibungen, Fotos und mit Hilfe der Biometrie erlaubt vergleichende Untersuchungen mit bisher unveröffentlichtem und unbeschriebenem Material.

Die drei Nashorn-Arten wurden mit verwandten Formen von anderen mitteleuropäischen miozänen Fundstellen verglichen, wobei sich zeigte, daß es sich in Sandelzhausen um kleinere, aber selbstständige Arten handelt.

SUMMARY

In the present work the numerous material of single teeth and jaw fragments of the three rhinoceros species *Prosantorhinus germanicus* (WANG), *Plesiaceratherium fahlbuschi* (HEISSIG) and *Lartetotherium sansaniense* (LARTET) from Sandelzhausen (Bavaria) is first comprehensively represented, that means the approximately 1800 single teeth were divided to the different tooth-positions, systematically determined, measured, described, drawn and the variation – especially of

Dr. KIRSTEN PETER, Salzmannstr. 48, D-81739 München/Deutschland

* Dissertation der Fakultät für Geowissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität München.

the cheek-teeth – was registered and shown by diagrams. Within the cheek-teeth of *Prosantorhinus germanicus* the biggest variability can be recognized by M^1 and M_3. The variability of the cheekteeth of *Plesiaceratherium fahlbuschi* is lower than that of *Prosantorhinus germanicus.* The biggest variability can be recognized by P_1 of *Plesiaceratherium fahlbuschi* concerning the measurable features.

The representation with drawings, descriptions, fotos and biometric methods allows other scientists to do comparative studies with so far unpublished and undetermined material.

Finally the three rhinoceros species were compared with related specimens of other European – usually contemporary – localities which led to the conclusion that Sandelzhausen represents smaller, but independent species.

INHALT

1. EINLEITUNG

Anfang des 19. Jh. kamen durch Zufallsfunde und Grabungen die ersten Rhinocerotidenreste in Frankreich, Deutschland und Österreich zutage, die unter anderem von CUVIER (z. B. 1822), KAUP (1832, 1834, 1854), BLAINVILLE (1839-64), MEYER (1834), PETERS (1870), DUVERNOY (1853, 1855), LARTET (1848, 1851), FRAAS (1870), DEPERET (1895a, b) und JAGER (1835) bearbeitet, d. h. hauptsächlich beschrieben und abgebildet wurden; generische Zuordnungen fehlen oft, da zu wenig Vergleichsmaterial und auch noch zu geringe Kenntnisse über Rhinocerotiden vorlagen.

Zu Beginn des 20. Jh. beschäftigte sich OSBORN mit amerikanischen Rhinocerotiden, des Weiteren WANG (1928, 1929), ROGER (1898, 1900), ROMAN (1907, 1924) und MERMIER (1895, 1896a, b) mit europäischen Nashorn-Resten.

In den 40er bis 60er Jahren fühlte sich in der westlichen Welt niemand in der Lage, die inzwischen enorm angehäuften Massen von Rhinocerotidenresten in den Museen zu bearbeiten. Erst in den späten 60er und den 70er Jahren wurden die Rhinocerotiden durch die Untersuchungen von GUÉRIN (1980), GINSBURG (z. B. 1967) und HEISSIG (z. B. 1969, 1972a, b) wieder in Erinnerung gerufen und neu bearbeitet.

Durch die Entdeckung der Fundstelle Sandelzhausen, eine der reichsten Wirbeltierfundstellen im Bereich der süddeutschen Molasse, konnten von 1969-75 sowie 1994-97 so viele Rhinocerotidenreste geborgen werden, daß eine detaillierte Auswertung des Zahnmaterials vorgenommen werden konnte, die Untersuchungen zur Variabilität an Backenzähnen von zwei Rhinocerotiden-Gattungen einschließt. Eine solche detaillierte Dokumentation liegt bisher von keiner vergleichbaren Wirbeltierfundstelle in Mitteleuropa – in Bezug auf Nashornzähne – vor.

Erste Bestimmungen und Beschreibungen des Zahn- und Knochenmaterials der drei Sandelzhausener Rhinocerotiden stammen von HEISSIG (1972b, 1984).

Durch das im Lauf der Jahre angehäufte Material war somit die Voraussetzung für eine detaillierte Beschreibung aller Zahnpositionen der verschiedenen Arten gegeben und es konnten Untersuchungen zur innerartlichen Variabilität bei *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi* vorgenommen werden. Da von *Lartetotherium sansaniense* zu wenige Zähne vorliegen, um statistische Untersuchungen vorzunehmen, wird die Art lediglich beschrieben, abgebildet und mit anderen Arten verglichen.

Die detaillierte Darstellung des Zahnmaterials der Sandelzhausener Rhinocerotiden erlaubt eine Verwendung in zukünftigen Vergleichen. Gegenstand der Untersuchung zur Variabilität sind die merkmalsreichen oberen juvenilen und adulten Backenzähne, ebenso die unteren, jedoch merkmalsärmeren juvenilen und adulten Prämolaren und Molaren. Zähne, deren Position und Gattungszugehörigkeit bisher unbekannt war, konnten durch neue Funde (z. B. Unterkiefer mit dI_2 in situ von *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi*) schließlich zugeordnet werden. Das Ziel der hier vorliegenden Arbeit ist:

- Bestimmung, Beschreibung und systematische Zuordnung der ca. 1800 isolierten Zähne und Kiefer
- Erfassung der natürlichen Variabilität der Zähne auf den verschiedenen Zahnpositionen innerhalb einer Art
- Darstellung der Unterscheidungskriterien der Zähne der drei Arten
- Vergleich mit verwandten Formen im europäischen Raum.

1.1 DIE FUNDSTELLE SANDELZHAUSEN

Die limno-fluviatile Fossillagerstätte Sandelzhausen liegt 70 km nördlich von München und 2 km SE von Mainburg (Gradabteilungsblatt 7336 Mainburg, r 44 85580, h 53 87700) am östlichen Ausgang der Ortschaft Sandelzhausen, ca. 200 m nördlich der Straße nach Landshut.

Zur Zeit der Entdeckung der Fundstelle im Jahr 1959 durch Prof. Dr. RICHARD DEHM (damaliger Direktor des Universitäts-Institutes und der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München) wurde dort noch der gelbbraune lockere Kies abgebaut.

Geologisch gehört die Lagerstätte zur OSM (Obere Süßwassermolasse), einer Fluß- und Seesedimentfolge aus Schottern, Kiesen und eingeschalteten Lagen feinkörniger Sedimente (Sande, Tone und Mergel), die im mittleren Miozän als Abtragungsschutt der aufsteigenden Alpen in deren Vorland zur Ablagerung kamen. Die geologischen Haupthorizonte wurden vom Liegenden zum Hangenden nach FAHLBUSCH & GALL (1970: 384-389) sowie FAHLBUSCH (1976: 256, 257) wie folgt unterteilt:

Liegendes (Vollschotter), von GREGOR (1969) als Nördlicher Vollschotter bezeichnet: fein- bis mittelkörniger Schotter mit bis zu faustgroßen Quarz-, Karbonat- und Kristallingeröllen mit hohem Anteil von sandigem Zwischenmittel.

Schicht A: basaler, fein- bis mittelkörniger Schotter mit bis zu faustgroßen Geröllen. Die Schotter sind durch ein tonigmergeliges Bindemittel konglomeratartig verbacken; bezeichnend ist der hohe Tongehalt in Form von regellos eingestreuten oder partienweise angereicherten gelblich-weißlichen Kalkkonkretionen und die geringe oder teilweise völlig fehlende Sandkomponente.

Schicht B: Geröllmergel mit hohem Anteil von Kalkkonkretionen, um Niveau 70 abrupte Anteilsänderung. Der Gehalt an gröberen Geröllen nimmt gegen das Hangende ab und steigt oberhalb von Niveau 70 wieder kontinuierlich an. Die Fossilreste (Vertebratenreste, Gastropoden) gehen nach einem kontinuierlich aufgebauten vorläufigen Höchstwert um Niveau 70 abrupt zurück und reichern sich dann wieder zum absoluten Maximum an. Auf Grund der Korngrößenanalyse im Niveau 70 cm muß nach FAHLBUSCH & GALL (1970) eine Schichtgrenze angenommen werden, die die Geröllmergelschicht B in eine obere und untere Abteilung trennt.

Untere Abteilung: olivgrüne Mergel mit wechselndem Ton- und relativ hohem Sandanteil; starke Geröllführung. Obere Abteilung: gelblich-grüne Mergel mit z. T. hohem Tongehalt;

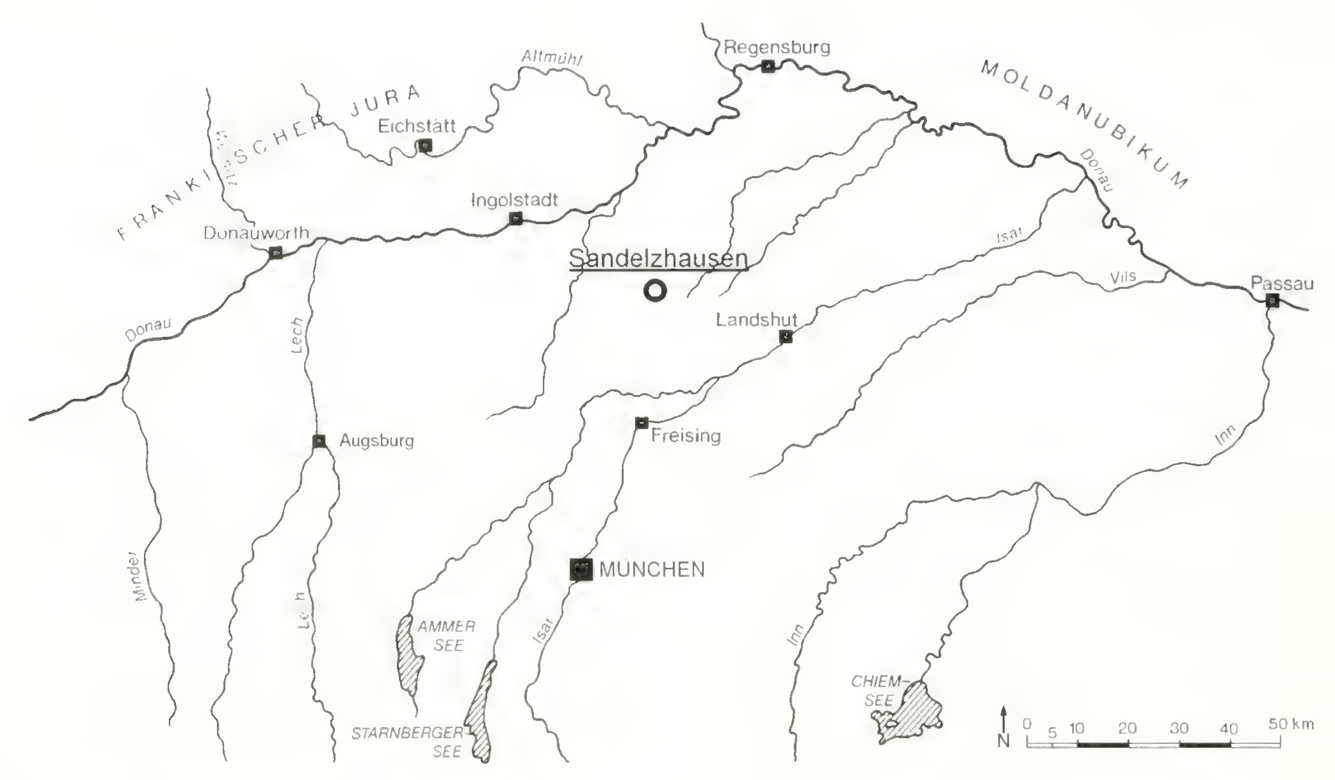


Abb. 1: Topographische Karte mit der Lage der Fundstelle Sandelzhausen.

Sandführung mäßig stark; Häufigkeit der Gerölle ist geringer als in den unteren Geröllmergeln.

Schicht C: die Kalkkonkretionsführung geht ganz zurück, die Fossilanreicherung steigt bis zum absoluten Maximum an, die Geröllführung ist deutlich geringer oder setzt sogar ganz aus. Im oberen Teil der Schicht C zum Hangenden hin sind dunkelbraungraue Mergel mit Anreicherung von Schneckenschalen vorhanden. Der mittlere Bereich beteht aus dunkelgrauen bis schwarzen, teilweise rotbraunen Mergeln mit starker Anreicherung organischer Substanz. Diese sogenannte „Kohlelage" ist 1-3 cm mächtig und besteht vorwiegend aus schlecht erhaltenen pflanzlichen Resten (Holzmulm). Der Mergel-, Sand- und besonders Geröllgehalt tritt in dieser Schicht deutlich zurück. Stellenweise angereicherte Fossilreste von Vertebraten und Gastropoden sind in diesem Horizont schlecht erhalten, d. h. die Knochen sind mürbe und häufig stark zersetzt, verdrückt und zusammengepreßt; Zahnreste sind besser in ihrer ursprünglichen Gestalt erhalten. Im unteren Bereich der Schicht C liegen graubraune bis dunkelbräunliche – in der Mitte graue – Mergel, zum Hangenden hin mit dunkelgrauen bis schwarzen, gelegentlich rotbraunen Partien. Dort reichert sich lagenweise Schneckenschalenbruchschill an.

Schicht D ist zu erkennen an dem schluffigen hellbläulichgrünen Mergel, der gekennzeichnet ist durch geringere Geröll- und Fossilführung und einem wieder einsetzenden Maximum an Kalkkonkretionen; z. T. sind lagenweise kleine Süßwasserschnecken angereichert, Vertebratenreste sind selten zu finden.

Die bis zu 3 m mächtige Fundschicht ist ein in die darunter und darüberlagernden Kiese eingebettetes, tonig-mergeliges Band von grüngrauer Farbe, das sich deutlich von dem unterlagernden gelbbraunen Kies abhebt. Die Höhe der Fundschicht-Basis wurde mit einem Nivelliergerät bestimmt und in Fahlbusch & Gall (1970) mit 443,51 m über NN angegeben.

Im Laufe von mehreren systematischen Grabungen durch das Universitäts-Institut und die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München in den 60er, 70er und 90er Jahren wurden umfangreiche Mengen von Fossilmaterial mit einer hohen Konzentration von Wirbeltierresten und einigen anderen Fossilgruppen geborgen, die dazu berechtigen, Sandelzhausen als eine der reichsten Wirbeltierfundstellen im Bereich der süddeutschen Molasse zu bezeichnen.

Das Floren- und im Besonderen das Faunenspektrum ist breit gefächert und weist nach Fahlbusch & Gall (1970) folgende Fossilgruppen auf: wenige Plantae und Ostracoden, zahlreiche, meist verdrückte Gastropoda, vereinzelt Lamellibranchiata, wenige Pisces-, Amphibia-, Reptilia- und Avesreste sowie zahlreiche Mammaliagruppen: Insectivora, Chiroptera, Carnivora, Artiodactyla, Rodentia, Lagomorpha, Proboscidea und Perissodactyla. Sandelzhausen zeigt somit eine ungewöhnliche Fülle verschiedener Taxa, wobei mehrere durch eine repräsentative Individuenzahl gekennzeichnet sind. Den wichtigsten Faunenbestandteil stellen die Vertebraten dar, wobei die Mammalia zahlenmäßig weit überwiegen.

Sedimentologische und paläontologische Untersuchungen haben gezeigt, daß es sich bei der Fundstelle Sandelzhausen um einen besonderen Typ von Konzentratlagerstätte handelt, wobei die absolute Dauer der Konzentrationsvorgänge unbekannt ist (Fahlbusch 1976). Die Fossilreste sind nicht gleichmäßig in allen Schichten vertreten: nach Fahlbusch (1976) nimmt die absolute Größe der überlieferten Tiere sowie die

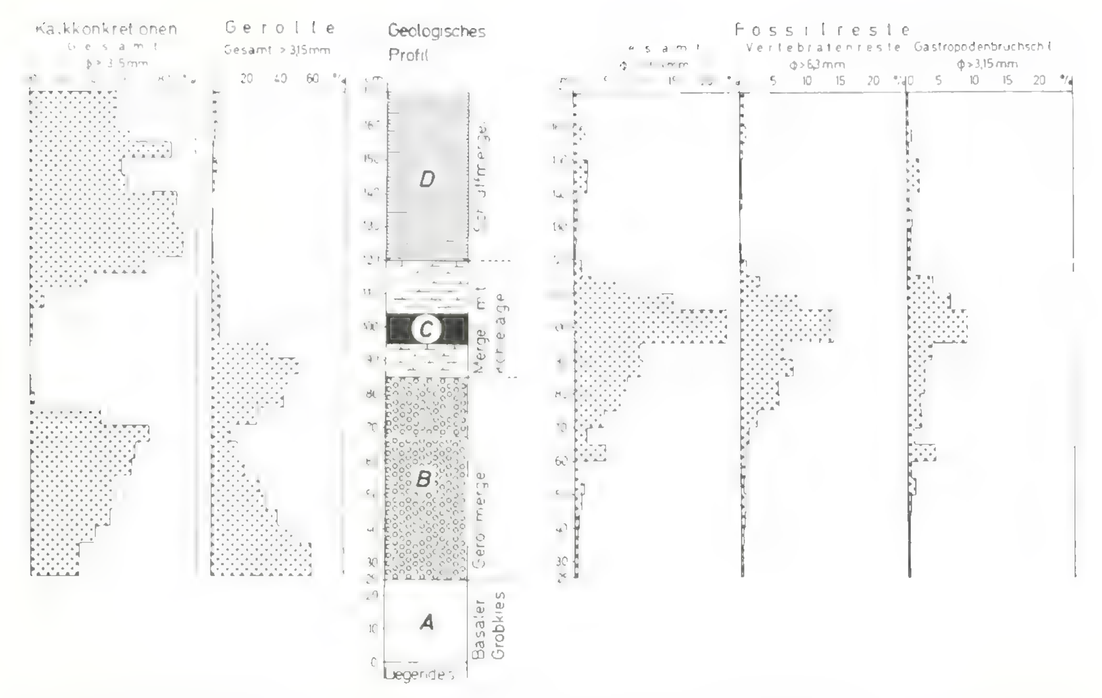


Abb. 2: Verteilung von Fossilien, Geröllen und Kalkkonkretionen im Profil Sandelzhausen (aus Fahlbusch, Gall & Schmidt-Kittler, 1974).

Größe der erhaltenen Objekte vom Liegenden zum Hangenden ab: Proboscidea, Rhinocerotidae, Chalicotheriida, große Selenodontia, Equidae, Suidae, mittelgroße und kleine Selenodontia; Kleinsäugerreste finden sich im gesamten Profil. Fahlbusch (1976) deutet die Änderung der Faunenzusammensetzung in der Fundschicht als Ergebnis sich ändernder Transportenergien. Die fossilreichsten Lagen sind nach Fahlbusch & Gall (1970) die Schichten B und C, wobei die Wirbeltiergruppen unterschiedlich häufig in den einzelnen Schichten auftreten: Mastodonreste sind vor allem aus Schicht A bekannt, Rhinocerotidae aus den Schichten A-C (häufig in B).

Messungen von Herold & Ibrahim (1972) zeigen, daß die Knochenreste regellos in allen Streichrichtungen im Sediment verteilt liegen. Die Autoren führen dies entweder auf fleisch- oder aasfressende Tiere zurück, die die Knochen an den Einbettungsort verschleppt haben oder auf verschiedenartige Transportbedingungen und Strömungsverhältnisse, unter denen die Faunenreste abgelagert wurden.

Die Vertebratenreste liegen größtenteils vor als: isolierte, meist fragmentäre, selten komplette Skelettelemente wie Knochen, Unter- und Oberkiefer mit und ohne Bezahnung, vollständige Schädel, selten zusammengehörige Einzelzähne und sehr viele Bruchstücke – vollständige Skelette fehlen. Nach Fahlbusch & Liebreich (1996: 11) müssen die Objekte bereits in isoliertem und oft beschädigtem Zustand in das Sediment gelangt sein. Des Weiteren wurde beobachtet, daß einige Objekte erst kurz vor der endgültigen Einbettung zerbrochen und über den Bereich von bis zu einigen Metern verteilt worden sein müssen.

Die Erhaltung der Fossilien ist sehr unterschiedlich in den einzelnen Schichten: Nach Fahlbusch & Gall (1970) zeigen die Zähne und Knochenreste in den Schichten A, B und D vorwiegend körperliche Erhaltung, wobei die Objekte oft zerbrochen und von Sprüngen und Rissen durchzogen sind. Starke Verdrückung kennzeichnet die Fossilreste – mit Ausnahme der Zähne – in Schicht C; in der Kohlelage sind die Knochenreste stark zersetzt, mürbe und somit oft zusammengedrückt. Die teilweise gut erhaltenen Fossilreste in Schicht B benötigen meist keine besondere präparative Behandlung, wohingegen zerbrochene und zerdrückte Objekte nur mit Hilfe von Härter und Schutzgips geborgen werden können.

Nach neuesten Untersuchungen (Fahlbusch & Liebreich 1996) werden die Geröllmergel nochmals unterteilt in untere Geröllmergel = Schichten A-C_1 und obere Geröllmergel = Schichten C_3-E. Verkieselte Reste aus den oberen Geröllmergeln sind besonders hart und widerstandsfähig und somit gut erhalten.

Zu Genese und Ökologie der Fundstelle, die bis heute nicht eindeutig geklärt sind, äußern sich Fahlbusch, Gall & Schmidt-Kittler (1974: 126) sowie Fahlbusch (1976: 260, 261). Nach neuesten Untersuchungen (Heissig 1997) muß Sandelzhausen anhand der Kleinsäuger in den mittleren Teil der Säugetiereinheit MN 5 gestellt werden; ihr absolutes Alter beträgt mindestens 15,4 Mio Jahre (MN = Mammals Neogene, biochronologische Zonierung des kontinentalen Jungtertiärs Europas und des westlichen Asiens anhand von Säugetieren; nach Lindsay et al. 1989).

1.2 ÜBERBLICK ZU DEN RHINOCEROTIDEN AUS SANDELZHAUSEN

Die Nashörner sind in der OSM Süddeutschlands nach den Elefanten die größten Säuger und bilden mit 7 Arten, die zu mindestens 6 Gattungen gehören, eine breite Basis für ihre stratigraphische Verwendung. Heissig (1984: 63) weist daraufhin, daß die Verwendung der Rhinocerotiden für stratigraphische

Zwecke jedoch wegen der Bestimmungsschwierigkeiten und des Fehlens einer deutlichen Größenzunahme innerhalb einzelner Entwicklungslinien stark eingeschränkt ist.

Die Rhinocerotiden sind unter den Großsäugern in Sandelzhausen die weitaus häufigste Gruppe und gehören drei Gattungen mit jeweils einer Art an.

Prosantorhinus germanicus (Tribus Teleoceratini) ist die häufigste und kleinste Form und zeichnet sich durch einen plumpen Körperbau aus. Die Art besaß ein relativ starkes Horn, sowie kräftige obere und untere Incisiven (besonders bei den Männchen). An den Incisiven ist bei dieser Art der stärkste Geschlechtsdimorphismus unter den drei Arten zu beobachten.

Plesiaceratherium fahlbuschi (Tribus Aceratherini) ist fast ebenso häufig, mittelgroß, schlank und hornlos. Die Tendenz in der Entwicklung dieser Gruppe führt zu einer Reduktion der oberen Incisiven; ein Geschlechtsdimorphismus ist nur an den unteren Incisiven stark ausgeprägt.

Die größte Art, *Lartetotherium sansaniense* (Tribus Rhinocerotini), ist zwar ein sehr typischer, jedoch der primitivste Vertreter dieser Gruppe und kommt gegenüber den anderen Sandelzhausener Rhinocerotiden relativ selten vor. Der Zahnbau ist so einfach, daß laut Heissig (1984) auch die ursprünglichste der rezenten Formen, *Dicerorhinus sumatrensis*, von diesem Typ abgeleitet werden kann. Der Typusschädel von Sansan besitzt ein frontales und ein nasales Horn, die Schädel aus Sandelzhausen lediglich ein nasales Horn.

1.3 METHODIK

1.3.1 Das vorliegende Material

Die Nashornzähne und -kiefer aus Sandelzhausen wurden seit den Grabungen in den 60er und 70er Jahren ebenso wie die Relikte der jüngsten Geländearbeiten von 1994-97 kontinuierlich von den Mitarbeitern der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie präpariert, mußten jedoch von der Autorin zunächst inventarisiert werden, da das Material nur mit Grabungsnummern oder gelegentlich mit alten Sammlungsnummern versehen war. Insgesamt wurden 1800 Einzelzähne und Kiefer inventarisiert, die Zahnpositionen bestimmt und die Reste systematisch eingeordnet. In die Bearbeitung gingen vorwiegend die zahlreichen Relikte der Grabungen in den 60er und 70er Jahren sowie auch Fundstücke von 1994/95 ein; von den jüngsten Geländearbeiten 1996 und 1997 wurden nur die besten bzw. bisher noch nicht belegte oder bisher zahlenmäßig unterrepräsentierte Objekte berücksichtigt. Die ungeheure Fülle des Nashornmaterials umfaßt insgesamt:

Prosantorhinus germanicus: 5 Schädel (davon zwei juvenile), zwei Unterkiefer mit beiden Ästen (davon ein juveniler), sehr viele mehr oder weniger vollständige Unter- und Oberkiefer-Bruchstücke adulter und juveniler Tiere, sehr viele isolierte Zähne aller Zahnpositionen (auch Milchzähne), ein juveniler Unterkiefer mit dI_2 in situ.

Plesiaceratherium fahlbuschi: ein Schädel, zwei Unterkiefer (davon einer vollständig bezahnt), viele Ober- und Unterkiefer-Bruchstücke adulter und juveniler Tiere, viele Einzelzähne aller Zahnpositionen (auch Milchzähne), ein juveniler Unterkiefer mit dI_2.

Lartetotherium sansaniense: drei Schädel, vier Unterkiefer-Hälften ohne I_2, wenige Einzelzähne – es sind jedoch alle Zahnpositionen belegt – Milchzahngebisse fehlen, einige isolierte Milchzähne sind vorhanden; Skelette fehlen von allen drei Arten.

Aus zeitlichen Gründen konnten in die Bearbeitung „nur" ca. 1800 isoliert vorliegende Zähne eingehen. Das gesamte Nashorn-Material von der Fundstelle Sandelzhausen wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie in München unter der Inventarnummer BSP 1959 II aufbewahrt.

1.3.2 Vermessung und zeichnerische Darstellung der Objekte

An den Einzelzähnen wurden hauptsächlich Messungen bezüglich der Länge und Maximal-Breite mit einer Schublehre der Marke INOX vorgenommen. Eine Höhenmessung konnte nur an einigen Zähnen durchgeführt werden, da nur wenige ganz frische Zähne zur Verfügung standen. Die geringe Anzahl dieser Höhenmeßwerte wurde bei den statistischen Untersuchungen nicht berücksichtigt.

Bei den unterschiedlich ausgeprägten männlichen und weiblichen Incisiven der drei Gattungen wurde der größte und kleinste Durchmesser der Wurzel (bei unteren Incisiven) bzw. die Länge und Breite der Wurzel (bei oberen Incisiven) gemessen. Des Weiteren konnten spezielle artliche Ausprägungen wie z. B. die Höhe des Innencingulums bei *Plesiaceratherium* an den oberen Prämolaren metrisch erfaßt werden. Die Meßfehler, die beim Ablesen der Meßwerte auftraten, liegen bei ca. 0,05 mm; die Maße einzelner Zähne werden auf 1 mm bzw. auf 0,5 mm genau angegeben. Die Länge aller Backenzähne wird an der Außenwand parallel zur Innenseite gemessen, die Breite senkrecht dazu. Wo genau die verschiedenen Meßwerte an den Zähnen abgenommen wurden, ist nachfolgend durch Zeichnungen verdeutlicht (Abb. 3-6).

Die Umriß-Zeichnungen der merkmalsreicheren oberen Prämolaren, Molaren und der Milchzähne der Gattungen *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi*

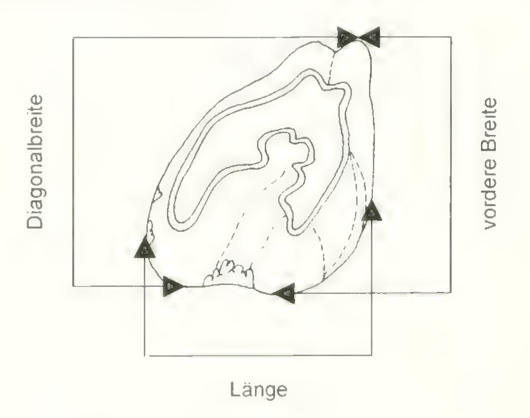


Abb. 3: Definition der Meßstrecken am oberen M^1 dex (okklusale Ansicht).

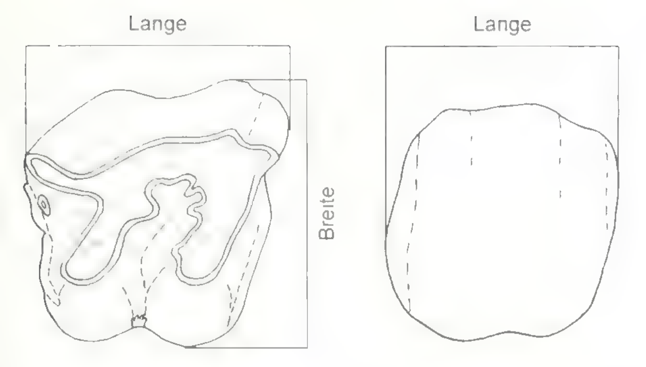


Abb. 4: Definition der Meßstrecken für die oberen Backenzähne M^2 - P^2, gezeigt an einem M^2 dex (linke Abbildung von okklusal, rechte von labial); El = Ectoloph, Pl = Protoloph, Ml = Metaloph, Pf = Postfossette.

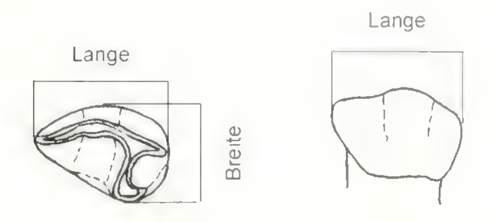


Abb. 5: Definition der Meßstrecken am oberen Prämolaren P^4 sin (links okklusale Ansicht, rechts labiale Ansicht).

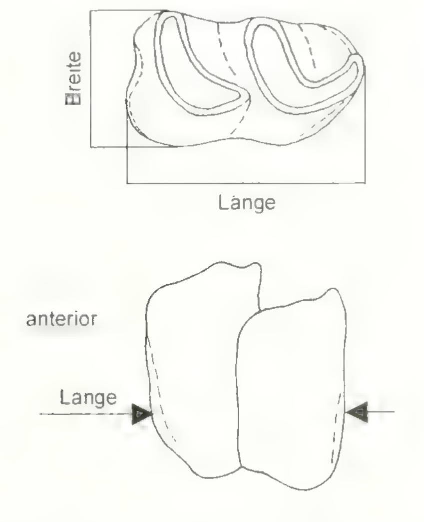


Abb. 6: Definition der Meßstrecken am unteren M_1 gültig für M_1 - P_2 (linke Abb. dex, okklusale Ansicht; rechte Abb. sin, labiale Ansicht).

sowie der Incisiven aller Gattungen wurden mit Hilfe eines Dioptographs der Firma Siber Hegner (Zürich) im Maßstab 1:1 angefertigt. In die Umrißzeichnungen wurden dann die morphologischen Merkmale eines jeden Zahnes mit Bleistift – unter Berücksichtigung eines Lichteinfalls von links oben – eingezeichnet. Dargestellt wurden größtenteils Abkauungsreihen von oberen Prämolaren, Molaren und Milchzähnen, um die Veränderungen an den Zähnen vom frischen zum stark abgekauten Zahn zu verdeutlichen.

Die Tusche-Schemazeichnungen in und unter den Tabellen entsprechen – sofern nicht extra angegeben – nicht dem Maßstab 1:1. Alle Bleistift-, Tusche- und Schemazeichnungen wurden von der Autorin selbst angefertigt und zur Reproduktion eingescannt. Die merkmalsärmeren unteren Molaren, Prämolaren, Milchzähne und Incisiven der Gattungen *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi* wurden fotografisch festgehalten. Von den zahlenmäßig weniger gut repräsentierten Zahnresten der Art *Lartetotherium sansaniense* wurden die einzelnen Zahnpositionen nur fotografisch erfaßt.

1.3.3 Terminologie

Um die verschiedenen Zahnpositionen mit den einzelnen Zahnkronenelementen beschreiben zu können, bedarf es einer Benennung dieser Elemente. In der Literatur hat sich allgemein die Terminologie von Cope (1887) und Osborn (1888b, 1898) durchgesetzt; in den letzten 150 Jahren haben sich jedoch einige Autoren mit der Benennung der Zahnkronenelemente bei Rhinocerotiden beschäftigt:

Cope diskutiert in seinen zahlreichen Veröffentlichungen (u.a. 1887) Ursprung und Weiterentwicklung des trituberculären Backenzahn-Typs bei Säugetieren im Mesozoikum.

Osborn (1888) beschreibt ebenfalls die Entwicklung des Säugetiermolaren zum und vom trituberculären Typus, der aus drei Höckern besteht, die ein primitives Dreieck bilden, wobei obere und untere Molaren alternieren. Diese drei Höcker (Protocon-id, Paracon-id, Metacon-id) stellen laut Osborn (1888: 1072) die Grundlage für den größten Teil der rezenten Backenzahntypen dar, die sich durch Hinzufügen, Umwandlung und Reduktion von Höckern und Sekundärelementen aus dieser ursprünglichen Form gebildet haben. Werden an den oberen und unteren Backenzähnen weitere sekundäre Hökker hinzugefügt (Hypoconus, Hypoconid), entsteht aus dem triangulären ein quadrangulärer Zahn (Osborn 1888: 1076).

Da obere Molaren und Prämolaren sowie untere Molaren und Prämolaren einen einheitlichen Grundbauplan besitzen, werden sie mit denselben terminologischen Bezeichnungen versehen. Prämolaren stellen zwar eine primitivere Entwicklungsstufe dar, werden aber im Laufe der Evolution immer mehr den Molaren angeglichen (Molarisierung).

Scott (1892: 417) schlägt eine gesonderte Benennung für die Kronenelemente der Prämolaren im Oberkiefer und Unterkiefer vor, die jedoch in der heutigen Literatur nicht angewandt wird.

Osborn (1898: 104) stellt seine terminologischen Bezeichnungen denen früherer Autoren gegenüber. Er übernimmt von Cuvier (1836) nur die Ausdrücke „Crochet" und „Fossette" und bezeichnet fortan „Bourrelet" als „Cingulum". Wie sich die einzelnen Zahnelemente vom Oligozän bis Pleistozän verändern zeigt Osborn (1898: 109). Des Weiteren bildet er in seinem Werk Zeichnungen früherer Autoren ab, die die verschiedenen Benennungen der Zahnkronenelemente aufzeigen. Mit Präfossette bezeichnen Osborn (1898: 110, 111; 1900: 232) und de Blainville (1846) die Grube, die zwischen Crista und Protoloph ausgebildet ist; bei Heissig (1969: 11; 1984: 73) kommt die Präfossette an der anterioren Zahnseite unterhalb des Parastyls zu liegen.

Heissig (1969: 10) bemerkt, daß Osborn (1898) für Postfossette gelegentlich auch Postsinus schreibt und als Postfossette eine kleine sekundäre Grube bezeichnet, die durch die Verschmelzung von Crista und Antecrochet vom Medisinus abgeschnürt wird. Diese abgeschnürte interne Grube wird in der heutigen Literatur als Medifossette bezeichnet.

Das Antecrochet stellt für de Blainville (1846) und Osborn (1898) eine kleine spitze Sekundärfalte dar, die dem Crochet an der posterioren Seite des Protolophs gegenübertritt. In der neueren Literatur wird dieses Sekundärelement von Heissig (1972: 9) als Crochetgegenfalte bezeichnet; das Antecrochet liegt als breit gerundeter Wulst an der postero-lingualen Seite des Protolophs lingual von der Crochetgegenfalte.

Wood (1927: 46; 102, Abb. 32) beschreibt einen kleinen zusätzlichen Höcker (das Hypostyl), der hinter der Postfossette liegt und weit vom Cingulum getrennt ist. Heissig (1969: 11) bemerkt dazu, daß das Hypostyl der jungtertiären und quartären Rhinocerotiden keinen freien akzessorischen Höcker mehr darstellt, sondern mit dem Cingulum verschmolzen ist. Bei den oberen Molaren und Prämolaren aus Sandelzhausen ist kein freier Hypostyl-Höcker erkennbar, deshalb wird dieses Element auch nicht im Rahmen der Terminologie aufgeführt.

Nach Meinung von Dietrich (1945: 55) ist die Bezeichnungsweise der die Backenzähne aufbauenden morphologischen Elemente uneinheitlich und verworren. Neben den neueren Fachausdrücken sind griechische und lateinische im Gebrauch (Zusammenstellung bei Toula 1906, Kafka 1913 oder Hermann 1913). Dietrich benutzt die Terminologie von Cope und Osborn sowie Styl und Rippe für die Falten und Längswülste an der Außenwand; Quertal, Vorder-, Mittel- und Hintergrube für die Fossetten.

Butler (1952a, b) benutzt für die Beschreibung der Prämolaren noch den veralteten Ausdruck „Deuterocon", aufgestellt von Scott (1892). Die von Thenius & Hofer (1960, Abb. 6, S.19 und besonders Abb. 7, S. 20) abgebildete Terminologie der Zahnhöcker entspricht mit den einzelnen Elementen und Abkürzungen der von Cope und Osborn. Vandebroek (1961b: 230) rät, die von Osborn (1888b) aufgestellte Nomenklatur für die Zahnelemente möglichst nicht zu benutzen, da sie bedeutungslos und verwirrend ist. Vandebroek stellt deshalb eine neue Nomenklatur vor (1961b: 230-233, 241-246, 284-285). Heissig (1969: 11, 12) führt die sich entsprechenden Zahnelemente von Cope-Osborn und Vandebroek nebeneinander auf. Die Terminologie Vandebroeks findet jedoch in der heutigen Literatur keine Anwendung.

Guérin (1980: 55, 56) beschränkt den Ausdruck Medifossette auf die vom Medisinus getrennte Grube, die sich bei der Verschmelzung von Crochet und Crista bildet. Als Präfossette bezeichnet er eine weitere Grube, die sich anterior von der Medifossette befindet und durch die Verschmelzung von „Antecrochet" und Crista entsteht. Dies kommt besonders häufig bei oberen Milchzähnen vor; bei oberen Prämolaren und Molaren ist diese Verschmelzung selten. Bei dem von Guérin (1980) und Osborn (1900: 232, Abb. 1) als „Antecrochet" bezeichneten Zahnelement handelt es sich jedoch um die schmale Crochet-Gegenfalte, die mit Crista und Crochet verschmelzen kann. Das Antecrochet ist ein breit gerundeter Wulst, der an der postero-lingualen Seite des Protoconus liegt. Die laut Heissig (1969: 11; 1984: 73) antero-lingual vom Parastyl liegende Präfossette ist nach Guérin (1980: 55) bei Heissig falsch eingezeichnet, wo sie nur eine Protolophfurche darstellt.

Die Definitionen bezüglich der Medifossette und Präfossette von Guérin (1980: 55, 56) stimmen mit der von Osborn (1900: 232, Abb. 1) überein; das von beiden Autoren als „Antecrochet" bezeichnete Element wird heute als Crochetgegenfalte benannt.

Untere Prämolaren und Molaren sind uniform gebaut, die Molarisierung bei den Sandelzhausener Arten ist abgeschlossen, jedoch können im Rahmen der Variabilität noch ältere Strukturen auftreten. Heissig (1969: 12) schlägt für die umständliche Bezeichnung „vordere" und „hintere" Grube die Benennung Trigonidgrube und Talonidgrube vor.

Die Incisiven im Ober- und Unterkiefer sind von einfachem Kronenbau, einwurzelig und einspitzig mit einem gelegentlich auftretenden Cingulum. Lakteale Molaren sind im Ober- und Unterkiefer wie die adulten Backenzähne aufgebaut, nur ihre Sekundärfaltung zeigt ein komplizierteres Muster. Die Terminologie verschiedener Zahnpositionen wird in Kap. 2.3 und anhand von Zeichnungen (Abb. 59, 62, 69) verdeutlicht.

1.3.4 Biometrische Untersuchungen

Die vorliegenden Stichproben von Nashornzähnen aus Sandelzhausen können – nach den bisherigen Erfahrungen mit Säugetierzähnen – als repräsentativ für die meisten Zahnpositionen von *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi* angesehen werden; die dafür erforderlichen Stückzahlen werden bei *Lartetotherium sansaniense* nicht erreicht. Da die Grundgesamtheit nicht erhalten ist und daher nicht als Ganzes untersucht werden kann, sollten die zur Verfügung stehenden Stichproben deshalb einen verläßlichen Aufschluß über die Verhältnisse in der Grundgesamtheit geben und ein möglichst getreues Abbild der Grundgesamtheit „im Kleinen" darstellen. Niemand kann jedoch die Zahl der zu einem bestimmten Zeitpunkt in Sandelzhausen lebenden Nashörner angeben, d. h. alle jemals in Sandelzhausen lebenden Nashörner stellen eine fiktive Grundgesamtheit dar, die nicht bestimmt werden kann. Anhand der bearbeiteten Stichproben mit bekannten Parametern kann jedoch die unbekannte Zusammensetzung der Grundgesamtheit zumindest ansatzweise erforscht werden.

Der Schluß von einer Stichprobe auf die zugehörige Grundgesamtheit ist mit einer gewissen Unsicherheit behaftet, die jedoch umso geringer ist, je größer die Stichprobe ist. Anhand von Schätzmethoden unbekannter Größen kann der Grad der Unsicherheit in der schließenden Statistik bestimmt werden.

Die Aussagen über die bearbeiteten, quantitativ recht kleinen Stichproben anhand des Datenmaterials sind begrenzt und geben keinen Hinweis auf die Grundgesamtheit. Durch diese Stichproben ist zumindest belegt, welche Nashornarten mit welchen odontologischen Merkmalen und Variationen in Sandelzhausen lebten – die Gesamtpopulation bleibt jedoch

unbekannt. Die vorliegenden Stichproben wurden nach dem Zufallsprinzip gerade an diesen Stellen in Sandelzhausen entnommen und stellen einen Teil der unbekannten Grundgesamtheit dar.

Da die Nashornzähne metrische und morphologische Unterschiede aufweisen, liefern sie anhand der verschiedenen Merkmalsausprägungen reichliches Datenmaterial, das durch biometrische Kenngrößen statistisch untersucht und ausgewertet werden kann. Die Häufigkeitsverteilung der Merkmalsausprägungen wird bei metrischen Merkmalen graphisch (anhand von Diagrammen) und bei morphologischen Merkmalen tabellarisch dargestellt.

Die Untersuchung zur natürlichen Variabilität umfaßt metrische, d. h. meßbare, sowie morphologische Merkmale, die der Subjektivität des Bearbeiters unterliegen. Metrische Merkmale sind durch Bezugspunkte an den einzelnen Zähnen definiert (Kap. 1.3.2, Abb. 3-6).

Da für morphologische Merkmale solche Bezugspunkte nicht vorliegen, können diese lediglich beschrieben werden. Mit Hilfe von Tabellen bezüglich der oberen und unteren Konfidenzgrenzen wurde versucht, morphologische Merkmale und deren Ausprägungen anhand von Merkmalskomplexen zu unterscheiden. Um Grenzfälle, d. h. nicht klar definierbare morphologische Merkmale auszuschließen, gehen den tabellarischen Ausführungen Beschreibungen der einzelnen Zahnpositionen voraus. Die Merkmale wurden so gewählt, daß sie von der Abkauung unabhängig sowie eindeutig definierbar sind und an den einzelnen Zähnen markant hervortreten.

1.3.5 Untersuchte Kenngrößen der deskriptiven Statistik

Die odontologischen Nashorn-Relikte aus Sandelzhausen sind Träger von Daten, die zahlenmäßig erfaßt (d. h. auszählbar und metrisch abmeßbar), analysiert und interpretiert werden können. Verwendet man diese Daten in der Weise, daß man sie ordnet, systematisiert, ihre Struktur hervorhebt und anschaulich darstellt, dann beschreibt man den beobachteten Datensatz (beschreibende Statistik). Metrische Merkmale werden mit Hilfe von statistischen Kenngrößen nach Lorenz (1992) und Sachs (1984) charakterisiert:

- Arithmetisches Mittel $\bar{x}$ [mm]

Es ist definiert als die Summe aller beobachteten Merkmalsausprägungen, geteilt durch deren Anzahl. Das arithmetische Mittel ist ein Durchschnittswert, dessen Aussage nur für alle Untersuchungsobjekte gemeinsam gilt, nicht aber für ein einzelnes Untersuchungsobjekt.

$$\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$$

x = Werte der einzelnen Meßdaten

n = Anzahl der Meßdaten

- Minimum, Maximum [mm]

Die gesamte Meßwertreihe wird durch den maximalen (Max) und minimalen (Min) Meßwert eingeschlossen.

- Variationsbreite R (engl. range) [mm]

Min und Max bestimmen die Variationsbreite der Meßwerte.

$$R = \text{Max-Min}$$

- Standardabweichung s (= mittlere quadratische Abweichung MQA) [mm]

Die Standardabweichung s stellt für die deskriptive Statistik das wichtigste Streuungsmaß dar; s ist gleich der Wurzel aus dem Mittelwert der quadrierten Abweichungen bzw. gibt die mittlere quadratische Abweichung aller beobachteten Merkmalsausprägungen von deren arithmetischem Mittel an.

$$s = \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})}{n-1}}$$

- Variationskoeffizient V [%]

Um die relative Streuung einer Häufigkeitsfunktion zu bestimmen, bedient man sich eines Streuungsparameters, des Variationskoeffizienten. Dieser gibt an, um wieviel Prozent des Mittelwertes die Merkmalswerte einer Meßreihe im Durchschnitt um den Mittelwert streuen. V ist definiert als Quotient aus Standardabweichung und Mittelwert der Merkmalsausprägung x und dient dem Vergleich von Variabilitäten von Verteilungen.

$$V = 100\frac{s}{\bar{x}} \qquad \text{alle } x > 0$$

Die Anzahl der mindestens zur Untersuchung der Variabilität vorliegenden Daten wurde auf neun festgelegt; liegen weniger als neun Daten pro Zahnposition vor (z. B. bei den Incisiven oder generell bei *Lartetotherium sansaniense*), so werden die einzelnen Meßwerte mit den Inventarnummern aufgeführt.

1.3.6 Untersuchte Kenngrößen der analytischen Statistik

Betrachtet man die erhobenen statistischen Daten als Ausschnitt aus einer viel umfassenderen Gesamtheit und versucht man aus den untersuchten und beobachteten Daten zu Rückschlüssen auf die komplette Datengesamtheit zu gelangen, dann verwendet man Verfahren der analytischen Statistik wie Wahrscheinlichkeitsrechnung, Stichproben- und Schätzverfahren. Die Methoden der analytischen Statistik werden angewandt auf Teilgesamtheiten von statistischen Gesamtheiten. Diese Teilgesamtheiten (Stichproben) bilden jeweils eine Auswahl von Untersuchungsobjekten aus der Grundgesamtheit. In der Stichprobe werden die interessierenden statistischen Merkmale beobachtet und nach verschiedenen Richtungen hin analysiert. Von diesen sich dabei ergebenden Kenngrößen (Parametern) ausgehend, versucht man, zu Rückschlüssen auf die vergleichbaren Parameter der übergeordneten Grundgesamtheit zu gelangen. Kennzeichnend für die analytische Statistik ist also, daß Aussagen über die beobachtete (Teil-) Gesamtheit hinaus gemacht werden können. Metrische Merkmale werden ebenfalls durch statistische Kenngrößen charakterisiert, morphologische Merkmale anhand von Vertrauensgrenzen (Konfidenzgrenzen) dargestellt:

• Standardfehler des Mittelwertes $s_{\bar{x}}$ [mm]

Liegen n Messungen von Ausprägungen eines metrischen Merkmals vor, so lautet die Formel für den geschätzten Standardfehler des Mittelwertes:

$$s_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

s = Stichproben-Standardabweichung der n Einzelwerte

n = Stichprobenumfang

• Prozentualer Fehler des Mittelwertes $V_{\bar{x}}$ [%]

Wie präzise der Schätzwert des tatsächlichen Mittelwertes der Grundgesamtheit eingestuft werden kann, wird erst aus dem Quotienten des Standardfehlers des Mittelwertes $s_{\bar{x}}$ und des Mittelwertes $\bar{x}$ ersichtlich:

$$V_{\bar{x}} = 100 \frac{s_{\bar{x}}}{\bar{x}}$$

• Konfidenzgrenzen (Vertrauensgrenzen) p_u und p_o

Wie weit der (unbekannte) wahre Wert p der prozentualen Häufigkeit der Ausprägung eines morphologischen Merkmals in der Grundgesamtheit von einem bestimmten Schätzwert $\hat{p}$ mit großer Wahrscheinlichkeit höchstens entfernt ist, kann durch zwei Grenzwerte p_u und p_o angegeben werden. Diese beiden Grenzwerte schließen den unbekannten wahren Wert p mit einer Sicherheit von 95% ein. Der von den Konfidenzgrenzen eingeschlossene Wertebereich ist das Konfidenzintervall. Die Breite eines 95% Konfidenzintervalls (p_o-p_u) ist ein Maß für die Unschärfe oder Ungenauigkeit, mit der der wahre Wert p geschätzt werden kann. Je schmaler das Konfidenzintervall ist, desto schärfer ist die Konfidenzaussage. Die Intervalle sind umso schmaler, je größer n ist!

Bei dem vorliegenden Nashorn-Material variiert die Breite des 95% Konfidenzintervalls von 12% bis zu teilweise 56%, ist also recht groß bzw. ungenau, da n nur relativ kleine Werte von n = 10 bis n = 54, im Durchschnitt jedoch nur n = 10 bis n = 30 Werte aufweist. Dennoch geben p_u und p_o einen – wenn auch nicht sehr präzisen – Eindruck davon, in welchem Konfidenzintervall der wahre Wert p innerhalb der einzelnen Merkmalskomplexe und Merkmalsausprägungen bei einer statistischen Sicherheit von 95% eingeschlossen wird. Das verbleibende Risiko wird durch die Irrtumswahrscheinlichkeit $\alpha = 5\%$ bezeichnet. Bestimmung des Punktschätzwertes für p:

$$\hat{p} = \frac{k}{n}$$

Anhand des Quotienten k/n können mit Hilfe eines Nomogramms (Lorenz 1992: 215, Taf. IIIA) die Konfidenzgrenzen p_u und p_o grafisch abgelesen werden. Mit der Vertrauenswahrscheinlichkeit oder statistischen Sicherheit von 95% enthält der Vertrauensbereich dann den Parameter der Grundgesamtheit.

1.3.7 Verwendete Abkürzungen von Institutionen

BSP	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, Deutschland
CSGP	Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, Portugal
IPMC	Institut Paleontològic Dr. M. Crusafont Sabadell, España
MHNB	Museum d'Histoire Naturelle Blois, France
MHNL	Musée Guimet d'Histoire Naturelle de Lyon, France
MHNT	Museum d'Histoire Naturelle Toulouse, France
MHNTr	Museum d'Histoire Naturelle Tours, France
MNHN	Musée National d'Histoire Naturelle Paris, France
MPV	Museu Paleontologic de València, España
MPZ	Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, España
MSNO	Muséum des Sciences Naturelles, Orléans, France
NHG	Naturhistorische Gesellschaft, Nürnberg, Deutschland
NHMW	Naturhistorisches Museum Wien, Österreich
SMF	Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main, Deutschland
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Deutschland
UCBL	Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, Université Claude Bernard Lyon, Villeurbanne, France
UNL	Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade Nova de Lisboa, Monte de Caparica, Portugal

2. ÜBERBLICK ÜBER DIE ZAHNMORPHOLOGIE DER SANDELZHAUSENER RHINOCEROTIDEN

2.1 GENERELLE ANMERKUNGEN ZU DEN MOLAREN

Wie bei den meisten Pflanzenfressern bilden auch die Backenzähne der Nashörner mit 4 Prämolaren und 3 Molaren im Unter- und Oberkiefer durchgehende Zahnreihen, die als Einheit funktionieren, um die Nahrung zu zerkleinern. Alle Gattungen haben brachydonte, d. h. niederkronige Zähne. Diese zeichnen sich im Oberkiefer aus durch eine konkave Kaufläche, eine ungleich starke Schmelzdicke sowie eine Neigung der Außenwand und der lingualen Lophe zur Zahnmitte. Des Weiteren ist die Externwand höher ausgebildet, da außen die Abkauung stärker ist. Der Hauptfaktor, der die Gestalt der konkaven Kaufläche bestimmt, ist die unterschiedliche Schmelzdicke: in der Mitte sehr dünn, labial und lingual aber recht dick. Sekundärelemente wie Crochet, Crista und Crochetgegenfalte werden häufig an den oberen Zähnen gebildet, um die Zahnstruktur an den kritischen Punkten in der

Mitte des Zahnes, d. h. dort, wo der Schmelz dünner ist, zu verstärken. Das Profil des Ectolophs zeigt typisch vorspringende Kanten bzw. Abkauungsfacetten, die als sägezahnartiges Schneideblatt fungieren und durch die halbmondförmigen Lophe der unteren Zähne herausgearbeitet werden.

Kragenartige Leisten, sogenannte Cingula, die mehr oder weniger vollständig die Schmelzbasis eines Zahnes umfassen können, werden häufig bei niederkronigen Zähnen gebildet; sie schützen vermutlich das Zahnfleisch vor Verletzungen durch Dornen, härtere Fasern und Splitter in der Nahrung. Im Allgemeinen ist bei brachydonten Zähnen keine oder nur eine sehr dünne Zementschicht – meist an der Außenwand – ausgebildet und der Schmelz ist deshalb glatt und eben. Durch die laterale Kaubewegung der Kiefer entsteht in labial-lingualer Richtung auf der Okklusalfläche eine mehr oder weniger starke Striation. Da die Symphyse der Mandibel fest verschmolzen ist, können sich die beiden Kieferhälften nicht unabhängig voneinander bewegen. Beobachtungen rezenter Nashörner zeigen, daß die Tiere eine gewisse Zeit lang auf einer Seite kauen. Ursprünglich gab es Unterschiede im Grundbauplan der oberen Molaren und Prämolaren. Im Laufe der Evolution wurde jedoch der Aufbau der Prämolaren immer mehr den Molaren angeglichen (Molarisierung). Die Zähne der drei Nashorn-Gattungen sind zwar voll molarisiert, aber im Rahmen der Variabilität treten manchmal noch Merkmale der früheren Strukturen auf.

2.2 ALLGEMEINE BESCHREIBUNGEN DES GRUNDBAUPLANS DER EINZELNEN ZAHNPOSITIONEN

2.2.1 Obere Molaren

Die oberen Backenzähne der Nashörner setzen sich aus verschiedenen Elementen zusammen. Die Hauptstrukturen werden von drei Jochen gebildet, die in unterschiedlichem Winkel – je nach Gattung und Zahnposition – angeordnet sein können. Dazwischen liegen mehr oder weniger tiefe Gruben.

Das längste Joch, der Ectoloph, bildet die Außenwand des Zahnes und verläuft parallel zur Längserstreckung des Kiefers. Er ist der höchste Teil des Zahnes, da außen die Abkauung besonders stark ist. Die beiden Querjoche, der vorne liegende Protoloph und der hinten liegende Metaloph, verschmelzen mit der Internseite des Ectolophs.

Das Vorderende der Außenwand wird von zwei Wülsten gebildet: dem Parastyl und dem Paraconus. Das anterior liegende Parastyl greift dachziegelartig über das Metastyl des vorangehenden Zahnes und trägt so zur Stabilisierung der Zähne im Kiefer bei. Es ist ein gleichbleibend starker und hoher Wulst, der zur Kaufläche hin zugespitzt ausläuft. Es kommt jedoch auch vor, daß das Parastyl bereits von der Hälfte des Zahnes bis zur Okklusalfläche als spitzer Grat verläuft und nur in der unteren Zahnhälfte als rundlicher Wulst ausgebildet ist.

An der posterioren Seite des Parastyls liegt der Paraconus, ein weiterer Wulst, der insgesamt breiter und stärker ausgebildet ist. Er entwickelt sich als Wulst meist erst etwas oberhalb der Schmelzbasis und zieht dann in gleichbleibender Stärke breit-gerundet bis zur Kaufläche. Der Paraconus ist wie der Ectoloph konvex ausgebildet und etwas nach lingual geneigt, das Parastyl basal leicht nach antero-labial gedreht.

Die zwischen Parastyl und Paraconus liegende Parastylfurche kann verschiedenartig ausgebildet sein: manchmal ist sie basal als Furche noch nicht erkennbar, bildet sich dann aber etwas oberhalb der Schmelzbasis markant heraus. Die Parastylfurche kann V-förmig und sehr tief oder auch U-förmig und rundlich angelegt sein; meist verläuft sie etwas schräg nach antero-labial. Hinter dem Paraconus kann als weiterer Wulst das Mesostyl auftreten, das meist ganz flach und breit-gerundet – vor allem zur Kaufläche hin – ausgebildet ist. Gelegentlich tritt bei manchen Formen hinter dem Mesostyl im leichten Knick der Außenwand eine ganz schmale flache Metaconusrippe auf. Die posteriore Kante der Externseite, die wieder leicht nach außen geknickt ist, wird vom Metastyl gebildet, das flügelartig die postero-labiale Zahnseite abschließt.

Zwischen den Querjochen kann an der Innenseite des Ectolophs eine kleine Sekundärfalte, die Crista, in den Medisinus vorragen; sie kann länglich oder leicht rundlich ausgebildet sein, ist aber immer einfaltig. Die beiden Querjoche liegen im spitzen Winkel zum Ectoloph, zeigen nach postero-lingual und divergieren nur bei unabgekauten Zähnen. Der Metaloph, das hintere Joch, ist schmal und kurz und endet lingual im Hypoconus. Dieser kann an der Basis durch eine vordere und hintere Hypoconusfurche geschnürt sein. Die vordere Hypoconusfurche tritt häufiger auf und ist zwar deutlich, aber nicht sehr tief. Die hintere Furche ist – sofern sie überhaupt vorhanden ist – meist als kurze Rinne ausgebildet und endet dann immer im posterioren Cingulum. Auch bei stärker abgekauten Zähnen tritt die basale Schnürung des Metalophs auf der Kaufläche nicht in Erscheinung.

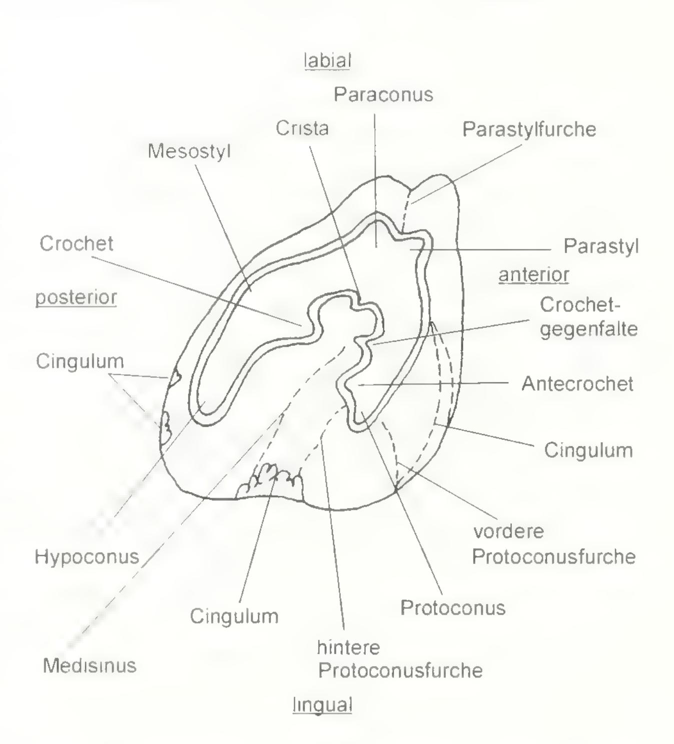


Abb. 7: Terminologie für den oberen Molaren M³ (dextral); gezeigt wird ein schematischer Zahn mit allen möglichen morphologischen Merkmalen, die normalerweise in dieser Kombination nicht vorkommen; okklusale Ansicht.

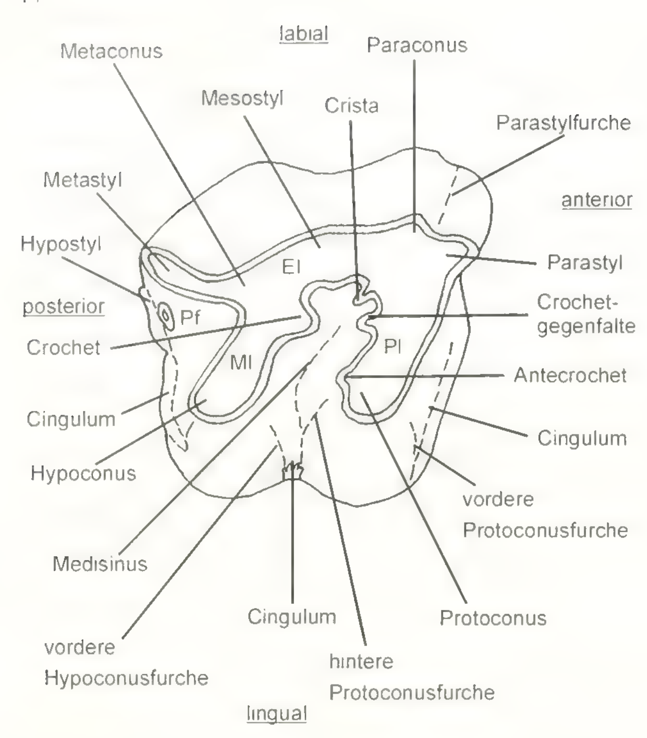


Abb. 8: Terminologie für die oberen Molaren M[1] und M[2]; gezeigt wird ein schematischer Zahn mit allen möglichen morphologischen Merkmalen, die normalerweise in dieser Kombination nicht vorkommen.

Das vordere Querjoch, der Protoloph, ist etwas länger und stärker und endet lingual im Protoconus. Zwei markante, meist V-förmige und tiefe Furchen, die von der Basis bis etwa zur Hälfte des Zahnes verlaufen, schnüren ihn sehr deutlich ab. Der Protoconus ist lingual an der Basis sehr breit gerundet und verjüngt sich nach okklusal. Bei diesem Joch ist besonders bei stark abgekauten Zähnen die markante rundliche Schnürung des Protoconus und des Antecrochets auf der Okklusalfläche sichtbar. Das Antecrochet baucht sich meist gerundet in den Medisinus aus.

Das Crochet ist ein weiteres Sekundärelement, das – jedoch größer als die Crista – von der Vorder-Innenseite des Metalophs in den Medisinus vorragt; meist ist es als einfacher, manchmal auch als mehrfacher Sporn ausgebildet. Das Antecrochet ist basal am kräftigsten, Crista und Crochet kurz unter der Kronenspitze. Die Crochetgegenfalte ist das dritte Sekundärelement, das an der Innenseite des Protolophs oberhalb des Antecrochets in den Medisinus vorspringt. Crochet, Crista und Crochetgegenfalte können in unterschiedlicher Weise zu Brükken verschmelzen, wobei es immer zur Bildung einer Medifossette kommt. Verschmelzungen zwischen Crochet und Crochetgegenfalte sowie Crochet und Crista sind bekannt.

Im spitzen Winkel von Metastyl und Metaloph befindet sich an der posterioren Zahnseite eine weitere Fossette: die Postfossette. Es handelt sich um eine trichterförmige Vertiefung, die okklusal dreieckig, basal sehr tief und spaltenförmig ausgebildet ist und posterior vom Cingulum verschlossen wird. Die Hauptgrube, der Medisinus, verläuft von der Innenwand des Ectolophs als leicht geschwungene, meist tiefe Rinne, die lingual im Innencingulum oder an einem Zapfen desselben endet. Das linguale Tal zwischen Hypoconus und Protoconus ist – je nach Zahnposition – unterschiedlich ausgebildet: V-förmig und eng oder U-förmig und weit.

Die Oberkiefermolaren können – mehr oder weniger vollständig – von einem leistenartigen Saum, dem Cingulum, umgeben sein. Dieses ist an der anterioren und posterioren Seite immer ausgebildet und liegt höher als die Schmelzbasis. Durch die Druckusur, d. h. das Zusammenwirken der Zähne beim Kauen, ist es jedoch meist abgenutzt und somit zumindest im postero- und antero-labialen Bereich nur noch schwach erkennbar. Das linguale Cingulum kann direkt an der Basis oder etwas oberhalb davon durchgehend, unterbrochen, nur als Zapfen im Medisinus vorhanden sein oder ganz fehlen. Auf der labialen Seite ist es meist reduziert, d. h. nur als zarter Saum direkt an der Basis oder als kurze Leisten nur an der postero- und antero-labialen Seite ausgebildet. Höhe, Lage und Ausprägung des Cingulums sind von Art zu Art sehr verschieden und variieren auch innerhalb einer Art.

Der vorderste Molar hat einen leicht trapezförmigen Umriß, ist etwas breiter als lang und kleiner als der sich anschließende M[2]. Er ist lingual zwischen Hypoconus und Protoconus enger gebaut als der M[2], gleicht diesem aber sonst sehr in der Morphologie. Der zweite Molar hat einen fast quadratischen Umriß und der Medisinus läuft lingual in einem breiteren Tal aus.

Der hinterste Molar im Oberkiefer ist durch das reduzierte Platzangebot an dieser Stelle an der posterioren Seite verkürzt. Er ist zwar auch aus den drei Jochen Ectoloph, Metaloph und Protoloph aufgebaut, besitzt jedoch kein Metastyl, d. h. der Ectoloph geht direkt in den Metaloph über; die Form ist deshalb dreieckig. Ectoloph und Metaloph bilden die posteriore Seite des Zahnes: diese ist konvex, d. h. von labial nach lingual gebogen und ebenfalls leicht zur Zahnmitte geneigt, so daß der Medisinus bei frischen Zähnen von dieser posterioren Wand medial verdeckt wird. Durch die dreieckige Form fehlt am letzten Molaren die Postfossette und der Metaconus. Ectoloph und Metaloph bilden zusammen ein schmales Joch, das schräg nach hinten innen läuft, so daß mit dem breiteren Protoloph, der sich senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers von der Labial- zur Lingualseite ausdehnt, ein spitzer Winkel entsteht. Auftreten und Verschmelzen der Sekundärelemente sind beim M[3] ähnlich wie bei den vorderen Molaren ausgeprägt. Das vordere Querjoch, der Protoloph, ist beim M[3] kürzer, verbreitert sich aber ebenfalls nach lingual bis zum Protoconus. Eine hintere Protoconusfurche tritt nie auf, eine vordere ist gelegentlich vorhanden, dann aber nur als schwache, kurze Rinne direkt an der Basis des Protoconus. Der Medisinus ist lingual weit geöffnet und endet in einem meist nur als Riegel oder Zapfen ausgebildeten Innencingulum, das auch ganz fehlen kann. Das anteriore Cingulum ist wie bei den vorderen Molaren entwickelt, das posteriore jedoch stark reduziert und besteht nur aus einem postero-lingualen Knoten oder Wulst.

2.2.2 Obere Prämolaren

Die oberen Prämolaren setzen sich aus denselben primären und sekundären morphologischen Elementen zusammen wie die Molaren. Die ursprünglichen morphologischen Unter-

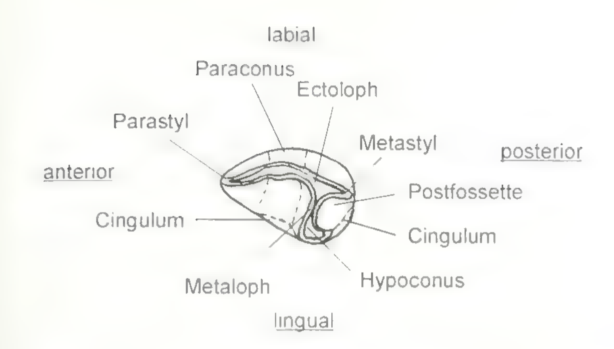


Abb. 9: Terminologie für den oberen Prämolaren P[1] (sinistral, okklusale Ansicht).

schiede in der Grundstruktur werden im Laufe der Evolution angeglichen (molarisiert). Trotz des gleichen Grundaufbaus sind die Prämolaren gegenüber den Molaren kleiner, vor allem kürzer. Der Umriß ist rechteckig bei P^4-P^2 und dreieckig bei P^1.

Der Ectoloph ist nur schwach konvex und je nach Gattung mehr oder weniger stark nach lingual geneigt. Das Metastyl ist kurz und der Ectoloph im Bereich des Metaconus nur ganz schwach, bei einigen Gattungen gar nicht geknickt. Die Querjoche Metaloph und Protoloph sind nicht divergent, sondern parallel und nur schwach schräggestellt, der Winkel zwischen Metastyl und Metaloph somit bei den Prämolaren größer. Manchmal kommt es zwischen dem Antecrochet und dem Hypoconus bei P^4 und P^3 lingual zu einer Brückenbildung, wobei der Medisinus dann ganz geschlossen ist. Dieses Merkmal ist innerhalb der drei Gattungen und auch bei den einzelnen Zahnpositionen recht variabel.

Ein Cingulum ist an der anterioren und posterioren Seite immer als kräftige Leiste vorhanden; lingual ist es je nach Gattung sehr variabel, d. h. es kann als Riegel, Zapfen, ganz geschlossen vorhanden sein oder auch völlig fehlen. Labial kann das Cingulum als zarter Saum direkt an der Basis auftreten, reliktisch nur noch postero- und antero-labial vorhanden sein, meist fehlt es ganz. Schnürfurchen treten nur noch am Protoloph von P^4 und P^3 auf, bei den vorderen Prämolaren fehlen sie ganz. Des Weiteren sind sie insgesamt schwächer als bei den Molaren ausgebildet, d. h. sie sind nicht so tief, so daß Antecrochet und Protoconus nicht mehr okklusal so stark rundlich abgeschnürt hervortreten.

Von den Sekundärelementen tritt die Crista am P^4 und P^3 häufiger auf als bei den Molaren; am P^2 und P^1 fehlt sie immer. Eine Crochetgegenfalte ist bei den Prämolaren an keinem Zahn beobachtet worden. Das Crochet ist meist vorhanden und oft als mehrfacher Sporn ausgebildet, kann aber auch ganz fehlen (besonders am P^2 und immer am P^1). Verschmelzungen zwischen Crochet und Crista kommen vor.

Die Breite der Prämolaren nimmt stark nach vorn ab, d. h. der P^2 zeigt schon deutliche Zeichen einer Reduktion: durch die Verkürzung des Protolophs, der bei *Prosantorhinus germanicus* nicht mit der Internseite des Ectoloph verschmolzen ist, kann es zur Bildung einer Präfossette an der anterioren Seite zwischen Parastyl, Protoloph und anteriorem Cingulum kommen. Der P^1 ist klein mit reduziertem Kronenmuster; Ectoloph, Metaloph und die Postfossette sind immer vorhanden, der Protoloph geht im Rahmen der morphologischen Reduktion verloren und fehlt bei *Prosantorhinus germanicus* immer. Der erste Prämolar erscheint zwar schon kurz nach den Milchzähnen, fällt aber auch früh wieder aus.

2.2.3 Obere lakteale Prämolaren

Die Milchzähne – jeweils drei im Ober- und Unterkiefer – sind morphologisch wie die nachfolgenden Prämolaren und Molaren aufgebaut. Sie sind jedoch kleiner und die Kronenhöhe ist erheblich niedriger. Der Schmelz ist dünner und die Wurzeln sind etwas gespreizt, um Raum zu lassen für die nachfolgenden Keime der Prämolaren. Wie bei den adulten Zähnen ist auch bei den Milchzähnen auf der Außenseite gelegentlich eine dünne Zementschicht ausgebildet. Die Milchzähne im Oberkiefer haben oft eine kompliziertere Sekundärfaltung mit zahlreichen Verschmelzungen und Fossettenbildungen besonders am D^2, dieser ist auch nach vorn verschmälert. Heissig (1969: 14, 15) bemerkt, daß die Sekundärelemente der Milchzähne phylogenetisch früher erscheinen als bei den Molaren, andererseits auch die primitiven Merkmale länger erhalten bleiben, wodurch ein merkmalsreicheres Kronenmuster entsteht.

Die laktealen Prämolaren zeigen meist schon artspezifische Merkmale wie Schnürfurchen oder eine besondere Cingulum-Ausbildung. Das Mesostyl kann – meist am D^2 – stärker ausgebildet sein. Der D^4 zeigt oft eine sogenannte Wachstumsrinne an der Externseite etwas oberhalb der Basis, die den nachfolgenden Prämolaren und Molaren fehlt. Die Bildung einer sogenannte „Wachstumsrinne" (nach Heissig) – vorwiegend am letzten laktealen Prämolaren, fast immer im Ober-, selten im Unterkiefer – ist die Reaktion des Nashornkörpers auf einen Mineralstoffmangel, der vermutlich zu einem ganz bestimmten Zeitpunkt eintritt, nämlich dann, wenn der Schmelz für den großen M^1 im Ober- und M_1 im Unterkiefer gebildet wird und dazu in erhöhtem Maße Mineralien erforderlich sind. Hat sich der Körper nach dieser Schmelzbildung wieder auf einen normalen Mineralverbrauch umgestellt, wird auch die Entwicklung des D^4 im Ober- und D_4 im Unterkiefer normal, d. h. ohne die Bildung von weiteren Wachstumsrinnen fortgesetzt (freundl. mündl. Mitt. Heissig).

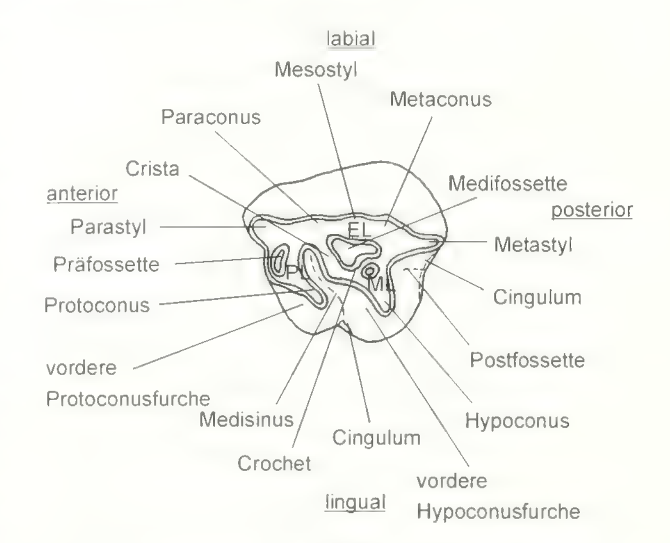


Abb. 10: Terminologie für den oberen laktealen Prämolaren D^2 (sinistral, okklusale Ansicht); El = Ectoloph, Pl = Protoloph, Ml = Metaloph.

2.2.4 Obere Incisiven

Das merkmalsarme Vordergebiß aller Sandelzhausener Nashorn-Gattungen ist reduziert, d. h. im männlichen wie im weiblichen Geschlecht ist nur ein I[1] im Oberkiefer vorhanden. Der obere I[2] ist ein rudimentärer, kleiner, stiftförmiger Zahn, der sich schwer bestimmen läßt. Laut Heissig (1969: 13) kommt dieser Zahn nur bei *Dicerorhinus schleiermacheri* bzw. laut Heissig (1984: 69) nur bei *Didermocerus* (= *Dicerorhinus* + *Lartetotherium*) vor. Der I[2] ist bei den Sandelzhausener Gattungen nicht belegt.

Bei dem vorliegenden Material handelt es sich nur um isolierte obere Incisiven, da das schmale, zarte Os incisivum immer an der bruchgefährdeten Stelle zwischen dem I[1] und dem P[1] abbricht. Noch im Oberkiefer steckende Schneidezähne liegen also leider bisher nicht vor, so daß die Bestimmung und systematische Einordnung der Incisiven anhand von Vergleichsmaterial und Beschreibungen sowie Abbildungen aus der Literatur erfolgte.

Ein starker Geschlechtsdimorphismus ist nur bei *Prosantorhinus germanicus* ausgeprägt; von dieser Gattung liegen quantitativ etwa gleich viele männliche wie weibliche I[1] zur Beschreibung der Variabilität vor. Die I[1] von *Plesiaceratherium fahlbuschi* sind zwar quantitativ auch recht gut belegt, jedoch können zu dem vermutlich schwachen Sexualdimorphismus nur vage Aussagen gemacht werden, d. h. welche Zähne zum männlichen und welche zum weiblichen Geschlecht gehören, ist noch unklar.

Die wenigen Oberkiefer-Incisiven, die weder zu *Prosantorhinus germanicus* noch zu *Plesiaceratherium fahlbuschi* eingeordnet werden konnten, da sie eine andere Morphologie zeigen, wurden anhand von französischem Vergleichsmaterial zu *Lartetotherium sansaniense* gestellt. Ob bei dieser Art ein Geschlechtsdimorphismus vorliegt, kann aufgrund der wenigen Zähne nicht belegt werden. Ebenso unbekannt ist, ob die I[1] der drei Nashorn-Gattungen Milchzahnvorläufer besaßen, was jedoch vermutet wird.

Die oberen Incisiven zeigen immer eine, manchmal auch zwei Abkauungsflächen – meist im hinteren Kronenteil – mit deutlicher Striation, die vom unteren I_2, der als Antagonist fungiert, herausgearbeitet wird. Die Krone der I[1] ist generell sehr niedrig, lang und schmal, meist pantoffel-, bohnen- oder kappenförmig; eine nach lingual verschobene Längskante läuft über die ganze Krone. Die Wurzel ist meist schmal und kurz und läuft rasch spitz zu, kann jedoch auch lang und schlank ausgebildet sein.

2.2.5 Untere Molaren und Prämolaren

Wie die oberen Molaren und Prämolaren gleichen sich auch die unteren Backenzähne im Bauplan; diese sind jedoch besonders uniform gebaut, d. h. die Ähnlichkeit zwischen Molaren und Prämolaren ist deutlich größer als im Oberkiefer; alle Zähne sind vollständig molarisiert. Der Schmelz der Unterkieferzähne ist an der Labialseite des Außenbogens und an der posterioren Seite des Innenbogens der beiden Joche am stärksten; die Zähne sind immer länger als breit und haben

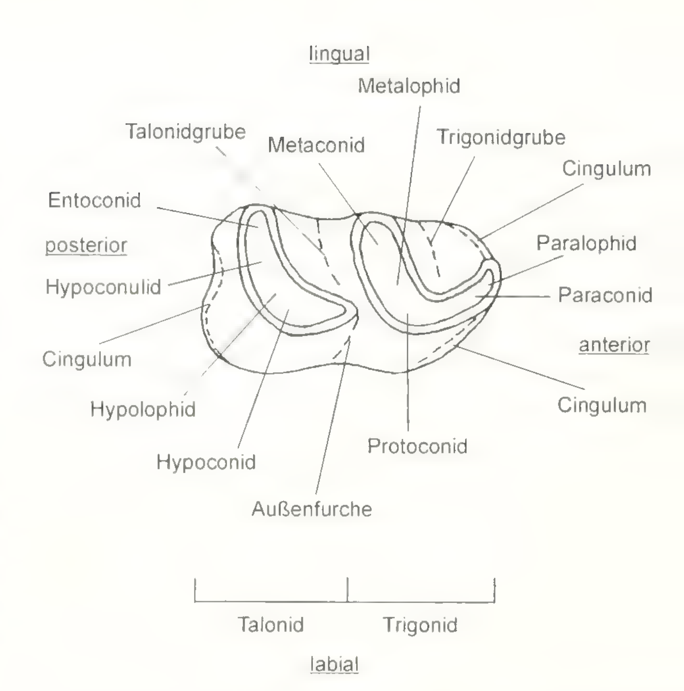


Abb. 11: Terminologie für die unteren Molaren und Prämolaren (dextral, okklusale Ansicht).

somit einen rechteckigen Umriß.

Alle Backenzähne setzen sich aus zwei mehr oder weniger stark geknickten Jochen zusammen: dem Metalophid und dem Hypolophid. Der Außenschenkel des Metalophids verläuft etwa parallel zur Längserstreckung des Kiefers, fällt bei frischen Zähnen etwas nach vorn ab und geht anterior in das Paraconid und das nach lingual umgebogene Paralophid über; der Innenschenkel liegt quer zur Längserstreckung des Kiefers. Außen- und Innenschenkel des Hypolophids sind genauso angeordnet, nur ist der Außenschenkel an der posterioren Seite des Metalophids angeheftet und biegt nicht nach lingual um. Der Innenschenkel des Metalophids verbindet das lingual liegende Metaconid mit dem labial liegenden Protoconid, der Innenschenkel des Hypolophids das linguale Entoconid mit dem labialen Hypoconid. Dort, wo das Hypoconid an der posterioren Wand des Protoconids angeheftet ist, kommt es zur Bildung einer Außenfurche. Diese kann V-förmig und tief oder U-förmig und weit ausgebildet und je nach Zahnposition mehr oder weniger stark nach anterior geneigt sein.

Die Coni des Vorderjochs werden als Trigonid, die des Hinterjochs als Talonid bezeichnet. Durch die nach lingual geöffnete hufeisenförmige Anordnung der Coni des Trigonids entsteht lingual eine Zahngrube (Trigonidgrube) deren Wände – je nach Gattung und Zahnposition – mehr oder weniger stark abfallen können. An der Basis dieser Grube ist eine sogenannte Trigonidrinne ausgebildet, die lingual im Cingulum hoch über der Basis auslaufen kann oder auch direkt an der Schmelzbasis. Auch im hinteren Zahnteil entsteht durch die Joche und den Innenschenkel des Metaconids eine Zahngrube, die sogenannte Talonidgrube, die aber tiefer und weiter ist. Die Talonidrinne an der Basis dieser Grube kann ebenfalls im lingualen Cingulum enden oder direkt an der Schmelzbasis.

Das Trigonid kann – je nach Gattung und Zahnposition –

kürzer, länger oder genauso lang wie das Talonid sein. Bei frischen Zähnen ist das Trigonid immer deutlich höher als das Talonid; mit der Abkauung verschwindet dieses Charakteristikum schnell und es entsteht eine mehr oder weniger plane Okklusalfläche.

Ein anteriores Cingulum ist immer vorhanden (am P_1 oft reduziert) und zieht sich schräg – als mehr oder weniger starker Saum – von der Basis des Paraconids und Paralophids (oft auch nur an einer Seite) bis zur Kaufläche. Durch die Druckusur des vorderen Zahnes ist es jedoch oft nur noch schwach erkennbar. Das posteriore Cingulum ist ebenfalls immer ausgebildet: von P_2-M_2 als mehr oder weniger starker Saum, der postero-labial von der Schmelzbasis schräg bis etwa zur Mitte der posterioren Zahnseite zieht; an der postero-lingualen Seite der Schmelzbasis fehlt es immer. Wie das anteriore Cingulum ist auch das posteriore Cingulum durch Druckusur des Nachbarzahnes stark abgenutzt. Am M_3 kann das posteriore Cingulum ganz fehlen oder nur noch schwach angedeutet sein, meist ist es aber als mehr oder weniger starker Zapfen oder Riegel ausgebildet, der sich direkt an der Schmelzbasis befindet und nach lingual und nach labial in einen kurzen Saum übergehen kann. Die Ausbildung des lingualen Cingulums ist recht variabel: es kann ganz fehlen, ist aber meist als Riegel am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube vorhanden und immer unter dem Metaconid unterbrochen. Es kann auch nur an der Schmelzbasis des Trigonids oder Talonids als Saum vorhanden sein.

Das Außencingulum kann ebenfalls ganz fehlen, als zarter oder auch starker Saum direkt an der Schmelzbasis oder weiter oberhalb längs der ganzen Externseite ausgebildet sein oder auch nur als Riegel im Bereich der Außenfurche; es kann auch oberhalb der Schmelzbasis nur im Bereich des Talonids oder Trigonids als mehr oder weniger starker Saum entwickelt sein. Am Entoconid kann von der Basis bis zur Kaufläche lingual eine mehr oder weniger starke senkrechte Entoconidrinne ausgebildet sein. Besonders die Außenwand zeigt entweder eine deutliche Horizontalstreifung, eine ausgeprägte senkrechte Riefung – vorwiegend im Bereich des labialen Cingulums – oder auch beides.

Die unteren Prämolaren haben gegenüber den Molaren einen schmäleren Umriß und eine stärkere Einkrümmung des Hypolophids. Dadurch ist die Talonidgrube rundlicher und lingual mehr eingeengt. Die Prämolaren sind deutlich kürzer als die Molaren; P_1 und P_2 zeigen Reduktionserscheinungen, d. h. der P_2 hat meist kein Paralophid und die Trigonidrinne ist kaum eingesenkt. Bei P_2-P_4 kann eine Protoconidfalte, d. h. ein kleiner Wulst, der in die Trigonidgrube vorspringt, ausgebildet sein. Wie im Oberkiefer erscheint der P_1 bald nach den Milchzähnen und fällt auch früh wieder aus. Je nach Gattung kann er ein bis zwei Wurzeln besitzen oder auch eine Wurzel, die lingual gespalten ist. Der Zahn sitzt meist deutlich unterhalb der Okklusalfläche der übrigen Zähne und ist deshalb nie abgekaut.

2.2.6 Untere lakteale Prämolaren

Die unteren Milchzähne sind schmaler und länger als ihre Nachfolger; das Paralophid ist am D_3 meist geteilt, so daß es zur Bildung einer Paralophidgrube kommt. Des Weiteren ist lingual am D_4 meist von okklusal bis basal eine mehr oder weniger starke Entoconidrinne ausgebildet. Eine Protoconidfalte ist besonders am D_3, etwas schwächer auch am D_4, vorhanden.

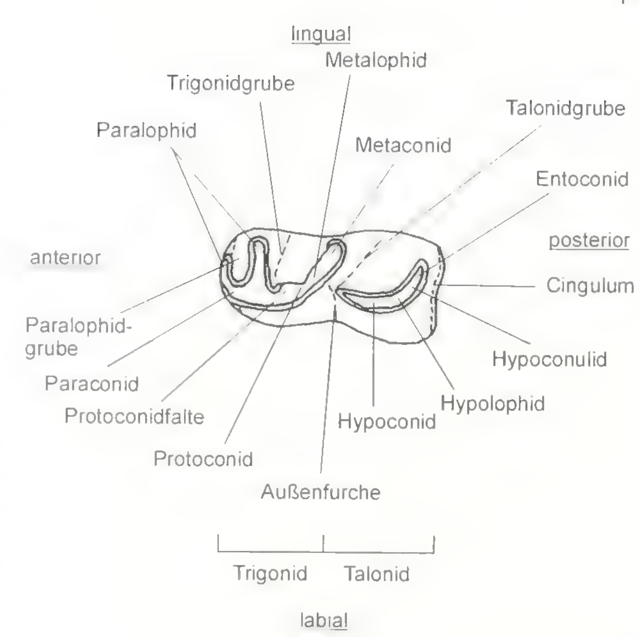


Abb. 12: Terminologie für den unteren laktealen Prämolaren D_3 (sinistral, okklusale Ansicht).

Der D_2 ist nach vorn besonders verschmälert, d. h. das Paraconid ist zur Kante reduziert und fast immer fehlt das Paralophid; ansonsten ähnelt er stark dem P_2, ist aber schmaler, länger und niedriger als dieser. Das Metaconid bzw. Metalophid ist am D_2 oft nach hinten gestreckt bzw. verlängert und verschmilzt dann meist mit dem Entoconid, so daß die Talonidgrube ganz geschlossen ist. Der D_3 bricht früher durch als der D_4 und ist dadurch dementsprechend stärker abgekaut, der D_4 wird als letzter Milchzahn gewechselt und ist oft als einziger laktealer Prämolar zwischen den bereits vollständig durchgebrochenen Prämolaren und Molaren noch vorhanden.

Von den Arten *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi* liegen zahlreiche isolierte obere und untere Milchzähne aller Zahnpositionen sowie einige Zahnreihen zur Untersuchung der Variabilität vor. Die Milchzähne von *Lartetotherium* sind zwar im Oberkiefer und Unterkiefer auf allen Zahnpositionen belegt, aber nur mit sehr wenigen Objekten.

2.2.7 Untere Incisiven

Wie im Oberkiefer ist auch im Unterkiefer das merkmalsarme Vordergebiß reduziert und durch das Gegeneinanderwirken des I^1 und I_2 charakterisiert.

Bei allen drei Sandelzhausener Nashorn-Gattungen ist der I_2 der Männchen der größte Zahn im Unterkiefer. Der Geschlechtsdimorphismus ist bei *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi* sehr deutlich ausgeprägt, d. h. die weiblichen I_2 sind erheblich kürzer und schmaler als die männlichen. *Lartetotherium sansaniense* hingegen zeigt einen sehr geringen Geschlechtsdimorphismus: männliche und weib-

liche I_2 unterscheiden sich vorwiegend in der Stärke und vermutlich nur geringfügig in der Länge.

Die männlichen I_2 sind – je nach Gattung – unterschiedlich gekrümmt: *Prosantorhinus germanicus* zeigt eine starke, in zwei Ebenen verlaufende Krümmung, *Plesiaceratherium fahlbuschi* hat besonders schwach gebogene Schneidezähne und die I_2 von *Lartetotherium sansaniense* sitzen flach im Unterkiefer und sind fast nur nach außen gebogen. Die I_2 der Weibchen sind bei *Prosantorhinus germanicus* schwach in einer Ebene gebogen, bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* und *Lartetotherium sansaniense* sitzen sie flach im Unterkiefer und sind nur etwas nach außen gekrümmt. Die Querschnitte der männlichen und weiblichen I_2 sind an der Kronenspitze dreieckig bis tropfenförmig, an der Kronenbasis oval und im Wurzelbereich rundlich (Abb. 45 u. 46). Die Wurzel des I_2 reicht bei den Männchen bis unter den Hinterrand des P_2. Generell zeigen die weiblichen I_2 eine deutliche Einschnürung am Zahnhals und tragen – im Gegensatz zu den männlichen – auf der lingualen Oberseite eine deutliche Schmelzschicht.

Alle I_2 sind langgestreckt und lanzettförmig, einspitzig, einwurzelig und stark abgekaut; frische I_2 liegen nicht vor. Vorwiegend bei den männlichen I_2 ist eine mehr oder weniger deutliche Striation in mesial-distaler Erstreckung auf der lingualen Oberseite erkennbar. Meist sind zwei verschiedene Abnutzungsflächen ausgebildet: eine glatt polierte im apikal-mesialen Bereich, die durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme entsteht und eine weitere Fläche im mittleren bis basalen Zahnteil mit meist deutlichen Abkauungsstriemen, die durch die Nahrung und den oberen I^1 hervorgerufen wird; an den weiblichen I_2 sind meist nur ganz schwache Abkauungsstriemen erkennbar. Durch das Gegeneinanderwirken von I^1 und I_2 entsteht ein Schneidewerkzeug, mit dem Nashörner

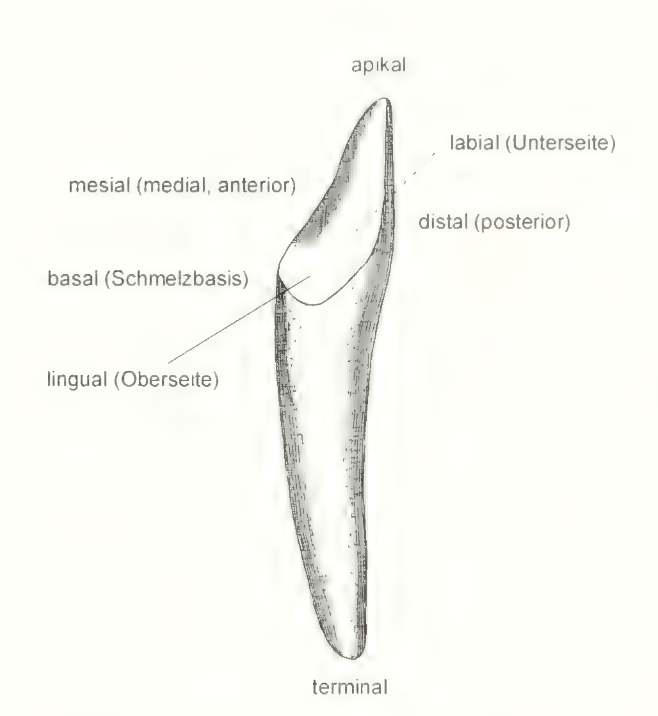


Abb. 13: Richtungsbezeichnungen an einem männlichen unteren I_2 dex von *Prosantorhinus germanicus* (linguale Ansicht).

Äste, Zweige und Blätter schneiden können. Die langen I_2 dienen den Männchen jedoch nicht nur zur Nahrungsaufnahme, sondern auch zur Verteidigung.

Wie Heissig (1972: 10, 11) bemerkt, steht die Stärke des Hornes meist in umgekehrtem Verhältnis zur Stärke des I_2. Im Jungtertiär können zwei Gruppen unterschieden werden, von denen eine starke Hörner und schwache oder keine I_2 besitzt, die andere mächtige I_2, aber kein oder nur ein schwaches Horn. Nur beim rezenten *Dicerorhinus sumatrensis* und anderen asiatischen Arten werden I_2 und Horn nebeneinander als Waffe eingesetzt. Heissig (1972) führt weiter an, daß Grasfresser mit gesenkter Kopfhaltung nur unter den Nashörnern mit starken Hörnern auftreten, die ihre I_2 ganz verloren haben; Steppenformen mit verstärktem I_2 haben niemals eine geneigte Kopfhaltung entwickelt, da der I_2 nur bei waagerechter Kopfhaltung als Waffe die richtige Position hat. Eine Reduktion des I_2 bedingt auch immer die Reduktion des I^1 (gilt jedoch nicht umgekehrt).

Prosantorhinus germanicus besaß ein kleines Horn auf der Nasenspitze, aber kräftige Hauer im Unterkiefer; das hornlose *Plesiaceratherium fahlbuschi* hat der Verstärkung der Incisiven den Vorrang gegeben, d. h. mangels Horn die hauerartigen I_2 als Waffe eingesetzt; *Lartetotherium sansaniense* zeigt zwar von allen drei Arten die schwächsten I_2, die kegelförmige Basis auf den kräftigen Nasenbeinen deutet jedoch auf ein starkes Horn hin, das fossil nicht erhaltungsfähig war.

Von *Prosantorhinus germanicus* liegen zahlreiche isolierte männliche wie weibliche I_2, jedoch nur eine Mandibel mit den Schneidezähnen in situ vor; von *Plesiaceratherium fahlbuschi* sind etwas weniger isolierte I_2 von beiden Geschlechtern überliefert und ebenfalls nur eine Mandibel mit einem männlichen I_2 sowie eine Symphyse mit beiden männlichen I_2 in situ vorhanden.

Die unteren Schneidezähne von *Lartetotherium sansaniense* sind nur mit wenigen Exemplaren belegt, wobei nicht eindeutig geklärt ist, welche Zähne zu einem männlichen und welche zu einem weiblichen Individuum gehören; eine einzige beschädigte Mandibel mit einem I_2 (nicht in situ) liegt vor. Der untere I_1 ist ein kleiner stiftförmiger Zahn, der sehr schwer bzw. meist nicht zu bestimmen ist. Er ist bei den Sandelzhausener Nashörnern nur als Wurzelquerschnitt von *Prosantorhinus germanicus* an einem Symphysenbruchstück in situ nachgewiesen (Abb. 47); des Weiteren liegen einige isolierte I_1 vor, die jedoch mangels Vergleichsmaterial nicht systematisch eingeordnet werden können. Bei dem einzigen von *Plesiaceratherium fahlbuschi* vorliegenden Symphysenbruchstück stehen die I_2 so nahe beieinander, daß kein Raum für etwaige I_1 übrigbleibt, weshalb angenommen wird, daß auch keine vorhanden waren. Heissig (1984: 69) vermutet das Vorkommen eines I_1 bei *Lartetotherium sansaniense*.

Morphologische Beschreibung und Diskussion bezüglich der I_1 erfolgt in den Kapiteln 3.1.11, 3.2.11 und 3.3.11.

Die Existenz von laktealen Schneidezähnen (dI_2, dI_1 ?) ist in Sandelzhausen nur an zwei Mandibeln von *Prosantorhinus germanicus* (Taf. 4, Fig. 3, 4) und an einem vollständig bezahnten Milchunterkiefer von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Taf. 10, Fig. 7) nachgewiesen; von *Lartetotherium sansaniense* sind keine Milchschneidezähne und Kiefer mit laktealer Bezahnung vorhanden.

3. SYSTEMATISCHER TEIL

3.1 *PROSANTORHINUS GERMANICUS* (WANG, 1928)

3.1.1 Allgemeiner Überblick zur Gattung *Prosantorhinus* HEISSIG, 1974

Unterfamilie: Aceratheriinae DOLLO, 1885.

Tribus: Teleoceratini HAY, 1902.

Namengebung: aus gr. prosantes = steil ansteigend, wegen der steil nach vorn ansteigenden Nasenbeine.

Synonymie: 1972 *Brachypodella* – HEISSIG: 65 ff.

Typusart: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928).

Weitere Arten: *Prosantorhinus douvillei* (OSBORN, 1900).

Stratigrafische Verbreitung: während des Orleaniums und Astaraciums im mittleren Untermiozän bis zum oberen Mittelmiozän (MN 3 - MN 7/8?).

Geografische Verbreitung: Zentral- und Westeuropa (Deutschland, Frankreich, Spanien, Portugal).

Original-Diagnose: WANG 1928: 192ff.

Erweiterte Diagnose: HEISSIG 1972: 65.

Revidierte Diagnose: plumpwüchsige, kleine bis mittelgroße Teleoceratini mit verkürzten Metapodien und verkürztem Schädel. Kräftige Incisiven mit starkem Geschlechtsdimorphismus. Markante Furchenbildung bei den oberen Prämolaren, Crochet als mehrfacher Sporn ausgebildet.

Zahnformel: $\frac{1?03}{203}$ (juvenil) $\frac{1043}{2043}$ (adult)

3.1.2 Allgemeiner Überblick zur Art *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

Synonymie:

v 1834 ohne Bestimmung – H.v. MEYER: Taf. 2, Fig. 19a, b; Taf. 6, Fig. 50a, b.
1909 *Rhinoceros (Ceratorhinus) sansaniensis* LARTET – ZDARSKY: 252ff.; Taf. 6 (1), Fig. 6, 7, 9.
v* 1928 *Dicerorhinus (Ceratorhinus) germanicus* n.sp. – WANG: 191ff., Abb. 2B; Taf. 8, Fig. 1-4; Taf. 9, Fig. 1, 2.
non 1929 *Dicerorhinus germanicus* nov.spec. – WANG: 4; Taf. 2, Fig. 5.
1934 *Ceratorhinus tagicus* ROMAN – ROMAN & VIRET: 35; Taf. 9, Fig. 9, 11.
1970 *Dicerorhinus sansaniensis-germanicus* Gruppe – MOTTL: 83, 89, 98, 102, 103.
1972 *Brachypodella* n.gen. *germanica* (WANG) – HEISSIG: 65ff.
1974 *Prosantorhinus germanicus* pro *Brachypodella germanica* – HEISSIG: 37 (Rhinocerotidae, Mammalia), (= non *Brachypodella* BECK 1837 [Gastropoda]).
non 1980 cf. *Prosantorhinus* sp. D – GUÉRIN: 203, 392, 401, 1052, 1054, 1057.
? 1983 *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli* nov. sp. ANTUNES & GINSBURG – ANTUNES & GINSBURG: 30ff.; Taf. 6, Fig. 1-12; Taf. 7, Fig. 1-8.
1983 *Prosantorhinus* cf. *Germanicus* (WANG) – ANTUNES & GINSBURG: 20-24, 27, 28, 35, 36, 44, 45, 47; Taf. 2, Fig. 1, 2; Taf. 9, Fig. 1, 2.
? 1983 *Prosantorhinus* cf. *Germanicus* (WANG) – ANTUNES & GINSBURG: Taf. 4, Fig. 2, 3.
v 1984 *Prosantorhinus germanicus* (WANG) – HEISSIG: 64ff., Abb. 142, 143, 152, 154, 163.
? 1987 *Gaindatherium rexmanuelli* ANTUNES & GINSBURG – GINSBURG, MAUBERT & TELLES-ANTUNES: 303ff., Abb. 2-5, Taf. 1, Fig. 2-5, 7.
non 1988 cf. *Prosantorhinus* sp. D – GUERIN: 98, 99, 127ff.
? 1996 *Gaindatherium rexmanueli* ANTUNES & GINSBURG – CERDEÑO: 111ff.
? 1996 *Prosantorhinus* sp. A CERDEÑO – CERDEÑO: 111, 112, 120ff.
? 1996 *Prosantorhinus* sp. B CERDEÑO – CERDEÑO: 111, 112, 117, 120ff.
v 1996 *Prosantorhinus germanicus* (WANG) – CERDEÑO: 111, 112, 120ff.; Taf. 17, Fig. 1-3, 7, 8.

Da von WANG kein Holotypus bestimmt wurde, wird das von HEISSIG (1972) als Holotypus bezeichnete linke Oberkieferstück (P^2-M^3 aus Georgensgmünd, BSP AS I 7) – den Intentionen dieses Autors folgend – als Lectotypus bezeichnet.

Locus typicus: Georgensgmünd bei Nürnberg in Mittelfranken (Bayern).

Stratum typicum: mittelmiozäne Süßwasserkalke (Rezat-Altmühlsee) MN 5 - MN 6.

Stratigrafische Verbreitung: während des Orleaniums und Astaraciums im oberen Untermiozän bis zum unteren Mittelmiozän (MN 4 - MN 6).

Geografische Verbreitung: Zentraleuropa: Sandelzhausen, Langenau (Deutschland), Leoben (Österreich) und Westeuropa: Savigné ?, Bézian à la Romieu ? (Frankreich).

Original-Diagnose: WANG, 1928: 192ff.

Erweiterte Diagnose (Neufassung): HEISSIG 1972: 66.

Revidierte Diagnose: kleinste Form der Teleoceratini mit plumpem Körperbau und stark verkürzten Extremitäten (Vorderextremität vierzehig). Stark durchgebogenes Schädelprofil mit verkürzten, steil nach vorn ansteigenden Nasalia und einem relativ starken Horn zumindest im männlichen Geschlecht. Starker Geschlechtsdimorphismus bei unteren und oberen Incisiven: I_2 fast waagerecht im Kiefer steckend und stark nach oben gekrümmt. I^1 mit typischer, nur bei dieser Gattung auftretender Form: Wurzel sehr kurz, Krone posterolabial verbreitert, auffällig niederkronig, bei den Weibchen bohnenförmig.

Obere Prämolaren: vordere und hintere Protoconusfurche deutlich, Crochet meist als mehrfacher Sporn ausgebildet; P^2 merklich reduziert. Obere Molaren: Ausbildung einer hinteren Hypoconusfurche, Crochet als einfacher Sporn ausgebildet, Parastyl kurz. Untere Prämolaren: P_2 stark verkürzt; P_1 sehr reduziert, klein, kegelförmig, einwurzelig, nicht persistent, sitzt niedriger als die Kaufläche der übrigen Zähne. Untere Molaren mit tiefer und markanter Außenfurche. Generell starke Anwachsstreifung am Schmelz bei oberen sowie unteren Prämolaren und Molaren.

3.1.3 Historischer Überblick zu *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

WANG (1928: 191) stellt in seiner Beschreibung der obermiozänen Rhinocerotiden von Bayern die neue Art *Dicerorhinus (Ceratorhinus) germanicus* an Fundstücken aus Georgensgmünd auf. WANG (1929) erwähnt auch in seinem Werk über die fossilen Rhinocerotiden des Wiener Beckens seine neue Art *germanicus*, die einen ähnlichen Zahnbau wie die in Bayern gefundenen Stücke aufweist. In der Arbeit von MOTTL (1970) über Säugetierfundstellen in Österreich ist die Rede von einer „*Dicerorhinus sansaniensis-germanicus* Gruppe"; da die Nashörner jedoch nicht näher beschrieben sind und auch keine Abbildungen gezeigt werden, bleibt offen, um welche Gattungen es sich genau handelt.

HEISSIG (1972: 65) trennt in einer ersten Beschreibung der Rhinocerotiden von Sandelzhausen die Typusart *germanicus* von der Gattung *Dicerorhinus* GLOGER, 1841, um sie einer neuen Gattung, *Brachypodella germanica*, zuzuordnen. Der Name *Brachypodella* mußte jedoch durch *Prosantorhinus* HEISSIG, 1974 ersetzt werden, da das Taxon präokkupiert war (*Brachypodella* BECK, 1837 [Gastropoda]).

GUERIN (1980, 1988) erwähnt in seiner ausführlichen Beschreibung der Nashörner des Obermiozäns und Pleistozäns in Westeuropa die Gattung cf. *Prosantorhinus* sp. D aus Montredon (MN 10) als letzten europäischen Repräsentanten einer Gattung, die vor allem aus dem Mittelmiozän Deutschlands bekannt ist. Er erkennt zwar diese Gattung an, hat aber einige Bedenken bezüglich der Zuordnung. GUERIN hat Reste dieses Tieres nicht an anderen Fundstellen gefunden; er ist sich jedoch sicher, daß es sich um den jüngsten Repräsentanten dieser Gattung handelt.

ANTUNES & GINSBURG (1983) beschreiben die miozänen Rhinocerotiden aus der Region um Lissabon im Tejo-Becken; sie erwähnen die Art *Prosantorhinus* cf. *germanicus*, die im oberen Burdigal in Portugal noch im ursprünglichen Zustand auftritt und auch im mittleren und oberen Burdigal in Frankreich vorkommt. Die Autoren sehen *Prosantorhinus* cf. *germanicus* als Immigranten aus dem Osten an, der als Migrationsroute die Europäische Plattform benutzte (deshalb in Deutschland und Frankreich gut repräsentiert ist), bevor er die Iberische Halbinsel erreichte.

Im Rahmen seiner Beschreibung der Rhinocerotidae der OSM stellt HEISSIG (1984) die Art *Prosantorhinus germanicus* in die Unterfamilie Aceratheriinae und zum Tribus der Teleoceratini. Er erwähnt, daß die Gattungen *Prosantorhinus* und *Brachypotherium* sehr verschiedenen Zweigen dieses Tribus angehören und sich im Untermiozän voneinander getrennt haben; *Prosantorhinus* ist näher mit der amerikanischen Gattung *Teleoceras* verwandt.

Diskussion: Bei den von ZDARSKY (1909: Taf. 6, Abb. 6, 7, 9) als *Rhinoceros (Ceratorhinus) sansaniensis* abgebildeten Zähnen aus Leoben (Steiermark) handelt es sich nach Meinung der Autorin um *Prosantorhinus germanicus*, da die Zähne kleiner sind als die von *Prosantorhinus douvillei* und Cingula zeigen. Aus Leoben liegen relativ viele Zahnreste von *Prosantorhinus germanicus* vor; *Lartetotherium sansaniense* ist hingegen an den Fundstellen, wo die Art auftritt, sehr gering repräsentiert. Außerdem spricht auch die Morphologie der abgebildeten Zähne für eine Zuordnung zu *Prosantorhinus germanicus*, da *Lartetotherium sansaniense* z. B. gar kein Innencingulum an den oberen Molaren besitzt.

WANG (1928) beschreibt den für diese neue Art *Dicerorhinus (Ceratorhinus) germanicus* so stark ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus der unteren Incisiven (I_2) und erwähnt, daß das Cingulum der unteren Backenzähne sehr schwach ist oder ganz fehlt und die Zähne deshalb leicht von „*Aceratherium*" *tetradactylum* zu unterscheiden sind. WANG führt an, daß von *Dicerorhinus* zwar mehrere Arten vorhanden, die bekannten aber nur *germanicus* und *simorrensis* sind. Er geht davon aus, daß sich die unter der Subfamilie Dicerotes aufgeführten Arten in mehreren unabhängigen Ästen entwickelt haben, die von einer gemeinsamen, noch unbekannten Stammform ausgehen. Diese voneinander unabhängigen Äste umfassen seiner Meinung nach die Arten a) *ligericus*-(*austriaca*)-*simorrensis*-*belvederensis*, b) *tagicus, germanicus*, c) *sansaniensis, schleiermacheri*. Des Weiteren erwähnt WANG, daß *Diceratherium douvillei* eine sehr enge Verwandtschaft mit *germanicus* haben dürfte, da beide Formen einen sehr ähnlichen Zahnbau besitzen. Dazu bemerkt HEISSIG (1972: 66) „WANG stellt seine neue Art aus nicht näher bezeichneten Gründen zu *Dicerorhinus* und folgert daraus, daß die kleinen plumpen Extremitätenknochen von Georgensgmünd nicht zu dieser Gattung gehören können, da *Dicerorhinus* keine plumpen Extremitäten hat." WANG ordnet deshalb seine Reste mit erheblichen Zweifeln „*Diceratherium steinheimense*" zu. Durch die neuen Funde aus Sandelzhausen wurde inzwischen durch HEISSIG (mündl. Mitt.) belegt, daß die plumpen kleinen Extremitätenknochen und die als „*germanicus*" bezeichneten Zähne mit den kräftigen oberen Incisiven zu *Prosantorhinus germanicus* und damit zu den Teleoceratini gehören.

ROMAN & VIRET bilden 1934 in ihrer Beschreibung der Säugetierfauna von La Romieu unter dem Gattungsnamen *Ceratorhinus tagicus* Zähne ab (Taf. 9, Fig. 9, 11), bei denen es sich nach Meinung der Autorin auf Grund der metrischen und morphologischen Merkmale um *Prosantorhinus germanicus* handelt.

CERDEÑO & ALCALA stellen 1989 anhand von Knochenresten des Ober-Vallesiums aus Teruel (Spanien) die neue Art *Aceratherium alfambrense* auf, die sehr nahe verwandt ist mit *A. simorrense*. Die Autoren bezweifeln, ob es sich bei den von GUERIN (1980, 1988) als cf. *Prosantorhinus* sp. D bestimmten Resten aus Montredon (MN 10) wirklich um diese Art handelt. CERDEÑO & ALCALA sprechen sich eher für eine Einordnung der Reste aus Montredon in *Aceratherium alfambrense* aus – das Material muß jedoch zunächst überprüft werden. In neueren Arbeiten stellt CERDEÑO (1989, 1992a, 1996) das Auftreten von *Prosantorhinus* sp. A in Buñol (Spanien, MN 4) fest. Die Autorin nimmt auch an, daß es sich bei „*Gaindatherium rexmanuelli*" aus Lissabon aufgrund von Ähnlichkeiten im postcranialen Skelett um ein Synonym von *Prosantorhinus* (wahrscheinlich um die größere Art *P. douvillei*) handelt. Des Weiteren werden die Reste aus Montredon (MN 10),

die GUERIN (1980, 1988) als cf. *Prosantorhinus* sp. klassifiziert hat, als *Aceratherium alfambrense* bestimmt (CERDEÑO & ALCALA 1989) und somit die zeitliche Verbreitung von *Prosantorhinus* wieder auf Unter- und Mittelmiozän eingeschränkt.

Das kleine Nashorn aus La Grive St. Alban (Frankreich, MN 7/8) scheint nach CERDEÑO (1996) eine letzte Form der Gattung *Prosantorhinus* zu sein und wird von ihr als *Prosantorhinus* sp. B klassifiziert. Sie bemerkt jedoch, daß es sich bei *Prosantorhinus* sp. A aus Buñol und bei *Prosantorhinus* sp. B aus La Grive um Formen handelt, die nicht gut genug repräsentiert sind um eine angemessene Bestimmung zu erlauben.

Die Autorin weist darauf hin, daß die Beschreibung von Extremitätenresten das Ziel dieser Arbeit übersteigt und deshalb keine Stellung zu den von GUÉRIN, CERDEÑO & ALCALA und CERDEÑO erwähnten Extremitätenresten genommen werden kann. Somit bleibt dies der Stand der Diskussion über die südwestlichen Formen aus MN 7 - MN 10.

3.1.4 Obere Molaren

Materialliste der 134 oberen Molaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

40	M^3	BSP 1959 II 2971, 2973-2985, 2989-2992, 2997, 2999, 3002-3010, 3012-3015, 3099, 3100, 4512, 4531, 4541, 4554, 4564
12	M	BSP 1959 II 2970, 2972, 2986, 2988, 2995, 2996, 2998, 3000, 3001, 3011, 3101, 4560 (fragm.)
25	M	BSP 1959 II 2659, 2668-2670, 2673-2674, 2676-2678, 2680-2681, 2683-2686, 2688, 2691-2693, 2698, 2704, 2705, 2709, 4538, 4563
19	M	BSP 1959 II 2636, 2637, 2642, 2660, 2667, 2671, 2672, 2675, 2679, 2682, 2689, 2690, 2695, 2696, 3102, 4504, 4545, 4558, 4561 (fragm.)
24	M^1	BSP 1959 II 2635, 2638-2641, 2645-2646, 2648-2650, 2652, 2654, 2655, 2657, 2658, 2662, 2687, 2694, 2697, 2700, 2701, 2708, 4540, 4562
14	M	BSP 1959 II 2643, 2644, 2647, 2651, 2653, 2661, 2663-2666, 2689, 2699, 4517, 4492 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität am M^3 von *Prosantorhinus germanicus* (Abb. 14, Taf. 3, Fig. 9-12, Tab. 1-5)

Der letzte obere Backenzahn ist recht klein und kurz und im frischen Zustand relativ hoch (Abb. 14; Taf. 3, Fig. 9-12). Die an der Externseite zwischen Parastyl und Paraconus liegende Parastylfurche ist bei *Prosantorhinus germanicus* verschiedenartig ausgebildet: direkt an und etwas oberhalb der Schmelzbasis ist sie als Furche noch nicht erkennbar, sie ist dort sehr breit und U-förmig. Etwa 1 cm oberhalb der Basis ist die Parastylfurche dann oft V-förmig tief und markant, in der Regel aber – besonders im mittleren Teil der Externseite – weit und U-förmig bis etwa 1 cm unterhalb der Kaufläche entwickelt. Es gibt jedoch auch Zähne, bei denen sie von der Schmelzbasis bis zur Kaufläche durchgehend tief und V-förmig ausgebildet ist. Parastyl, Paraconus und Parastylfurche sind oben leicht nach posterior gebogen.

Nicht immer ist der Paraconus stärker als das Parastyl ausgebildet: es gibt Zähne, bei denen beide Wülste gleich stark hervortreten. Der Paraconus ist jedoch insgesamt breiter und endet auch okklusal breit gerundet, wohingegen das Parastyl schmaler ausgebildet ist und okklusal immer zugespitzt ausläuft. Vom Paraconus geht der Ectoloph direkt in den Metaloph über, d. h. diese beiden, zu einem Joch verschmolzenen Elemente bilden die posteriore Seite des Zahnes. Dort tritt das Mesostyl etwas oberhalb der Schmelzbasis als schwacher, flacher und breit-gerundeter Wulst bei den meisten Zähnen in Erscheinung und läuft bei unabgekauten Zähnen okklusal zugespitzt aus.

Der Metaconus und die Postfossette fehlen am letzten Molaren; der Hinterrand der Postfossette bleibt aber als postero-linguale Cingulumleiste erhalten. Diese tritt nur als kurze schräge Kante oder als Wulst in Erscheinung, die an der Basis des Hypoconus ein Stück in Richtung Kaufläche zieht. Der postero-linguale Cingulum-Wulst ist immer ausgebildet und kann in ganz seltenen Fällen auch übergehen in einen zarten Saum, der direkt an der Basis ein Stück weiter entlang der posterioren Seite in Richtung auf den Paraconus zu verfolgen ist. Die postero-linguale Cingulum-Leiste ist nie mit dem lingualen Cingulum verbunden. Dieses beschränkt sich hauptsächlich auf die Ausbildung eines mehr oder weniger großen Zapfens oder Riegels zwischen Protoconus und Hypoconus

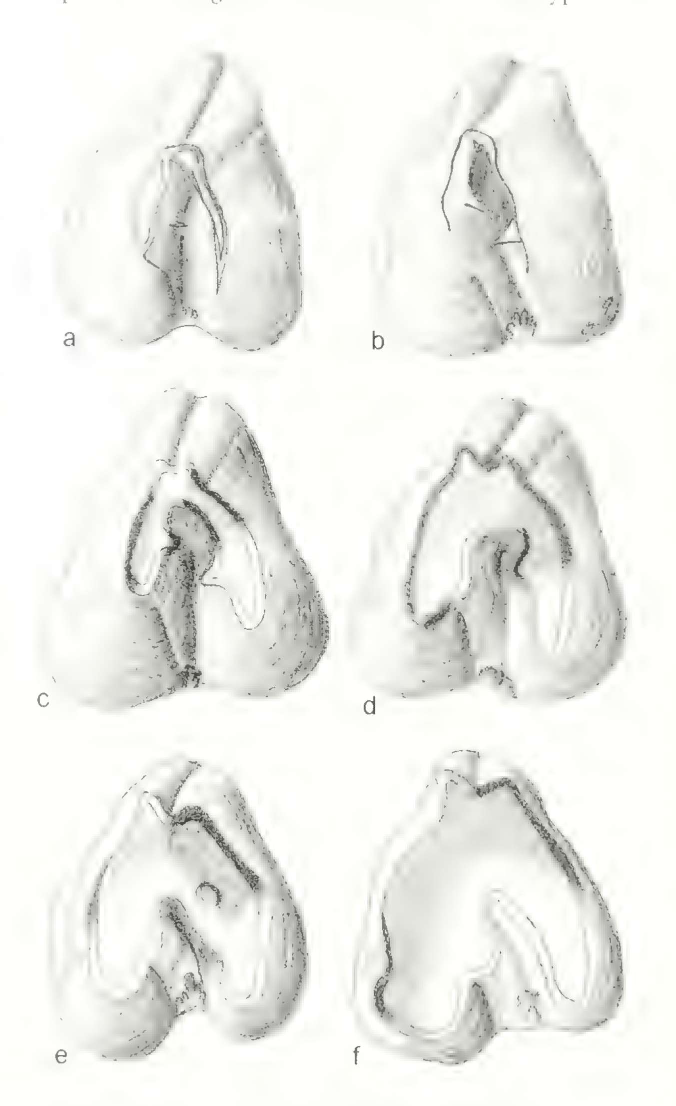


Abb. 14: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, M^3 sin. a: BSP 1959 II 2991; b: BSP 1959 II 2976; c: BSP 1959 II 2981; d: BSP 1959 II 2974; e: BSP 1959 II 2971; f: BSP 1959 II 2978.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	**$\bar{x}$ [mm]**	**± s [mm]**	V [%]	± $s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M^3 b1	42	33,0	45,0	12,0	**39,8**	**2,4**	6,0	0,37	0,9
M^3 b2	41	36,0	45,0	9,0	**40,9**	**2,2**	5,4	0,35	0,8
M^3 l	44	29,0	40,0	11,0	**35,3**	**2,3**	6,5	0,34	1,0

Tab. 1: Statistische Kenngrößen zur vorderen Breite (b1), Diagonalbreite (b2) und Länge (l) des letzten oberen Molaren M^3 von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928).

am Ausgang des Medisinus. Nur bei einigen wenigen Zähnen läuft das Cingulum zu beiden Seiten des lingualen Zapfens als wulstartiger Saum nahe der Schmelzbasis ein Stück am Protoconid und Hypoconid weiter. Die Hauptgrube, der Medisinus, ist im zentralen Teil des Zahnes schmal und eng, öffnet sich dann weit nach lingual und endet im lingualen zapfen- oder riegelförmigen Cingulum. An der anterioren Seite ist das Cingulum immer als leicht geschwungener, von lingual nach labial schwach aufsteigender kräftiger Saum, ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, doch besonders im labio-anterioren Bereich nahe des Parastyls durch die Druckusur des Nachbarzahnes abgenutzt.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M^3	
A		27	**69%**	p =82% p,=52%
B		10	**26%**	p =41% p,=13%
C		2	**5%**	p =17% p,=1%
		n=39		

Tab. 2: Merkmalskomplex: Crochetgegenfalte am M^3 von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

A Eine Crochetgegenfalte ist nicht ausgebildet.

B Eine Crochetgegenfalte ist ausgebildet.

C Crochet und Crochetgegenfalte sind als Brücke verschmolzen.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M^3	
A		13	**32,5%**	p =48% p,=18%
B		25	**62,5%**	p =77% p,=45%
C		1	**2,5%**	p =13% p,=0%
D		1	**2,5%**	p =13% p =0%
		n=40		



Tab. 3: Merkmalskomplex: Crochet am M^3 von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

A Das Crochet fehlt.

B Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet

C Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet.

D Das Crochet ist mit der Crista zu einer Brücke verschmolzen.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M	
A		30	97%	p. =99% p =82%
B		1	3%	p =17% p =0%
		n=31		

Tab. 4: Merkmalskomplex: linguales Cingulum am M³ von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

A Das linguale Cingulum ist als Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.

B Das linguale Cingulum ist als Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus ausgebildet und läuft als wulstartiger Saum nahe der Basis von Protoconid und Hypoconid weiter.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M	
A		36	90%	p =97% p =76%
B		4	10%	p =24% p. =3%
		n=40		

Tab. 5: Merkmalskomplex: posteriores Cingulum am M³ von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

A Das posteriore Cingulum ist als posterolingualer, mehr oder weniger starker Wulst an der Basis des Hypoconus ausgebildet.

B Das posteriore Cingulum ist als zarter Saum nahe der Basis und als postero-lingualer, mehr oder weniger starker Wulst an der Basis des Hypoconus ausgebildet.

Das vordere Querjoch, der Protoloph, ist beim M³ kürzer als beim M² und verbreitert sich nach lingual bis zum Protoconus. Von der Basis bis etwa auf halbe Höhe wird der Protoconus durch zwei markante Furchen, vordere und hintere Protoconusfurche, stark abgeschnürt, so daß er dadurch – ebenso wie das Antecrochet – bauchig hervortritt. Meist sind vordere und hintere Protoconusfurche sehr tief und V-förmig ausgebildet, es treten aber auch rundlich U-förmige Furchen auf. Eine hintere Hypoconusfurche am M³ ist nie, eine vordere gelegentlich vorhanden, dann aber nur als schwache, ganz kurze Rinne direkt an der Basis des Hypoconus.

Sekundärelemente: eine Crista ist am M³ nur an einem Zahn beobachtet worden. Bei diesem Exemplar ist die Crista mit dem Crochet zu einer Brücke verschmolzen und es kommt zur Bildung einer Medifossette. Das Crochet ist an fast allen Zähnen als einfacher Sporn ausgebildet, kann aber auch ganz fehlen; ein einziger Zahn weist am Crochet einen kleinen Nebensporn auf. Eine Crochet-Gegenfalte ist meistens nicht ausgebildet, kann aber gelegentlich auftreten und dann auch mit dem Crochet zu einer Brücke verschmelzen.

Morphologische Merkmale und Variabilität an M² und M¹ von *Prosantorhinus germanicus* (Abb. 15-19, Tab. 6-14)

Gemeinsamkeiten: Die Parastylfurche ist immer V-förmig, tief und markant direkt an der Schmelzbasis oder auch etwas oberhalb davon ausgebildet und verläuft fast bis zur Kaufläche. Das Parastyl ist basal ein breit gerundeter Wulst, der ab der Mitte des Zahnes bis zur Kaufläche als scharfer Grat

	Winkel zwischen Metastyl und Hypoconus	Innen-cingu-lum	Umriß	lingualer Abstand zwischen Protoconus und Hypoconus	Außencingulum	Metaconus	Crochet-gegenfalte
M²	< 45°	als Zapfen vorhan-den	Quadra-tisch L ≅ B	U-förmig und weit	wenn vorhanden dann nur als schwacher Saum an der Basis	nur sehr schwach geknickt	gelegentlich vorhanden
M¹	> 45°	fehlt	recht-eckig L ≠ B	V-förmig und eng	meist als stärkere Leiste direkt an der Basis; das Mesostyl mündet basal oft in einen Zapfen des Außencingulums	etwas stärker geknickt	fehlt

Tab. 6: Die wichtigsten morphologischen Unterscheidungskriterien von M² und M¹ bei *Prosantorhinus germanicus*.

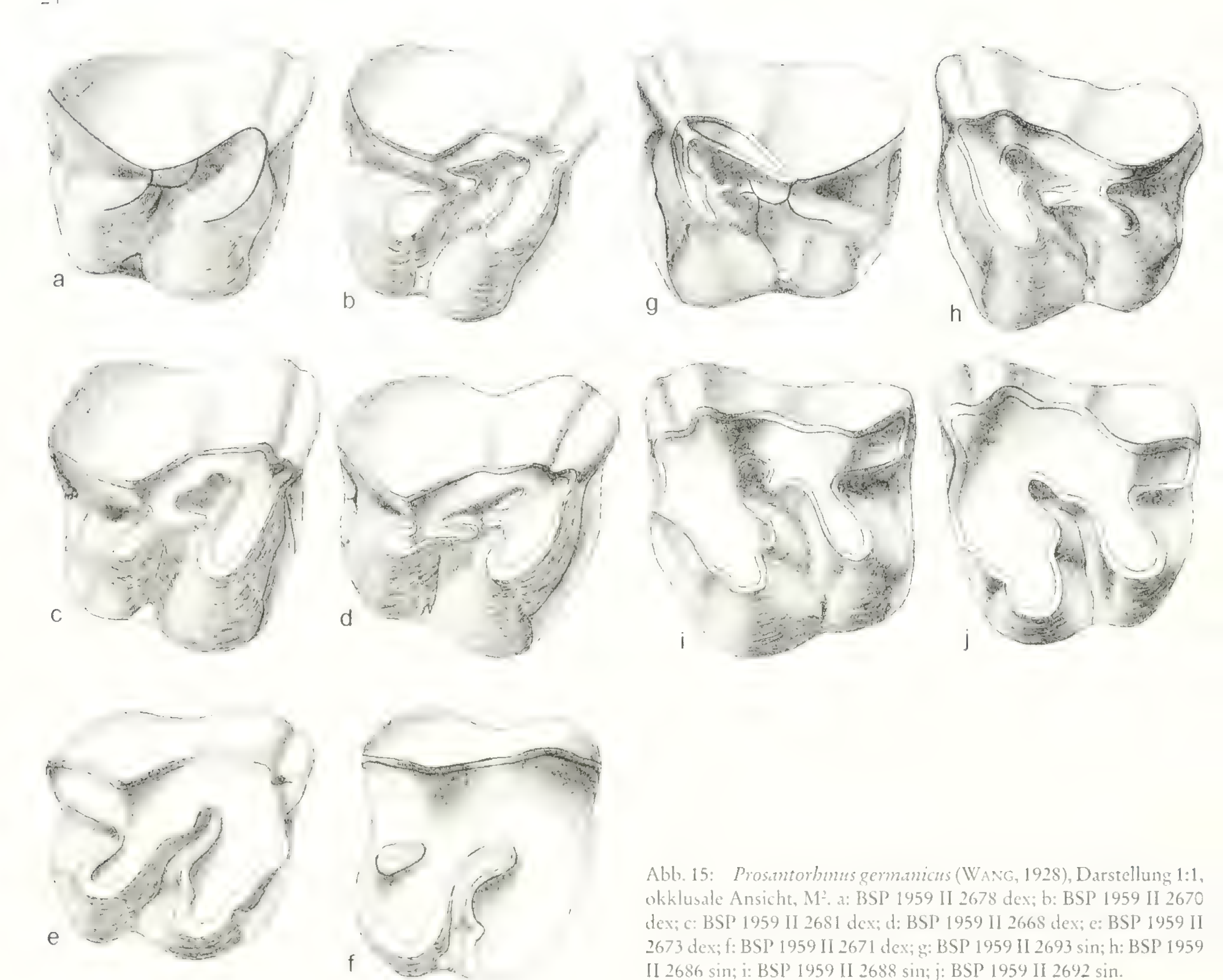


Abb. 15: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, M^2. a: BSP 1959 II 2678 dex; b: BSP 1959 II 2670 dex; c: BSP 1959 II 2681 dex; d: BSP 1959 II 2668 dex; e: BSP 1959 II 2673 dex; f: BSP 1959 II 2671 dex; g: BSP 1959 II 2693 sin; h: BSP 1959 II 2686 sin; i: BSP 1959 II 2688 sin; j: BSP 1959 II 2692 sin.

verläuft. Der Paraconus ist ein – an der Basis noch schwacher, dann breiter starker Wulst, der okklusal gerundet ausläuft. Parastyl, Paraconus und Parastylfurche sind manchmal asymmetrisch nach vorn geneigt. Das Mesostyl ist bei fast allen Zähnen als flacher, nach okklusal hin spitz auslaufender, zur Schmelzbasis als breit-gerundeter Wulst auf der gesamten Externseite ausgebildet und endet basal in einem kleinen Zapfen des Außencingulums. Bei einigen Zähnen ist das Mesostyl auch nur von der Kaufläche bis zur Hälfte der Außenwand vorhanden oder fehlt ganz.

Die Postfossette ist okklusal dreieckig, basal schlitzförmig und tief. Das posteriore Cingulum ist immer als breite wellenförmige Leiste weit oberhalb der Basis von der labialen bis zur lingualen Seite durchgehend vorhanden, aber in der Mitte der Postfossette basalwärts eingekerbt.

Die beiden Querjoche Metaloph und Protoloph liegen bei abgekauten Zähnen parallel, bei frischen Zähnen divergieren sie, d. h. der Metaloph ist weiter nach hinten gedreht. Am kürzeren und schmaleren Metaloph sind an der Basis zwei Furchen ausgebildet: die markante vordere Hypoconusfurche ist V-förmig und tief bei allen Zähnen zu erkennen; sie zieht meist von der Basis bis zur halben Höhe des Zahnes. Bei einigen Zähnen ist sie auch rundlich, schwächer und nur direkt an der Basis vorhanden. Die hintere Hypoconusfurche ist auch bei fast allen Zähnen ausgebildet, aber verschiedenartig: sie kann von der Basis als tiefe V-förmige Furche ein paar mm Richtung Kaufläche ziehen und den Fuß des Hypoconus somit rundlich einschnüren. Sie endet immer im lingualen Teil des posterioren Cingulums und kann auch mit diesem nur eine kleine dreieckige Einstülpung bilden. Die hintere Hypoconusfurche kann auch nur als leichte Eindellung oberhalb des

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	$s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M^1	28	30,0	39,0	9,0	35,4	2,3	6,5	0 44	1 2
M^2	35	34,0	41,0	7,0	38,1	1,7	4,4	0 28	0 7

Tab. 7: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen Molaren (M^1, M^2) von *Prosantorhinus germanicus*.

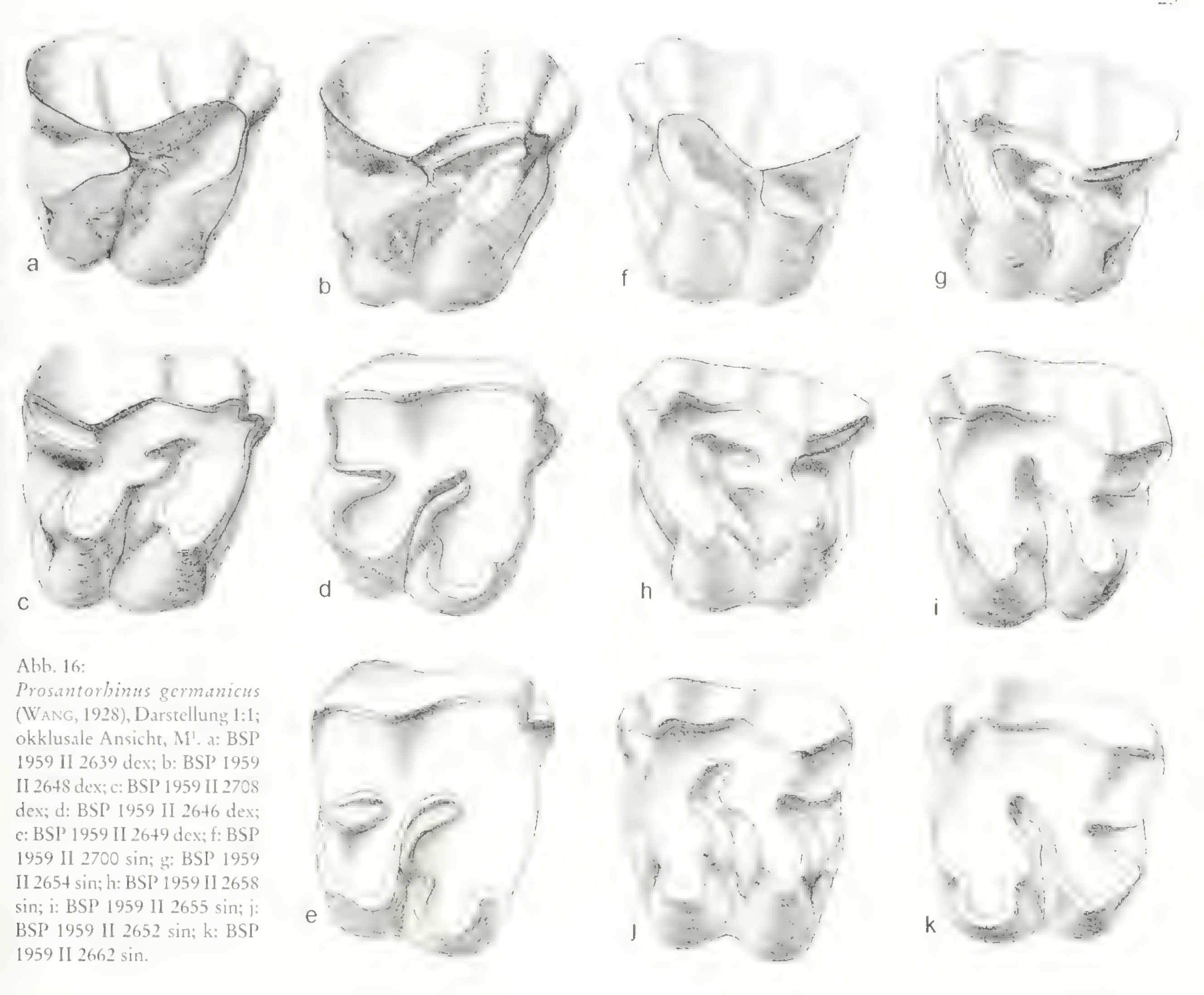


Abb. 16: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1; okklusale Ansicht, M[1]. a: BSP 1959 II 2639 dex; b: BSP 1959 II 2648 dex; c: BSP 1959 II 2708 dex; d: BSP 1959 II 2646 dex; e: BSP 1959 II 2649 dex; f: BSP 1959 II 2700 sin; g: BSP 1959 II 2654 sin; h: BSP 1959 II 2658 sin; i: BSP 1959 II 2655 sin; j: BSP 1959 II 2652 sin; k: BSP 1959 II 2662 sin.

postero-lingualen Cingulums auftreten oder in seltenen Fällen auch ganz fehlen. Das vordere Querjoch, der Protoloph, ist breiter und etwas länger als der Metaloph. Der Protoconus ist basal breit gerundet, wird dort durch zwei markante Furchen eingeschnürt und verjüngt sich nach okklusal.

Die Protoconusfurchen sind stärker ausgebildet als die Hypoconusfurchen. Vordere und hintere Protoconusfurche sind immer V-förmig und tief ausgeprägt und verlaufen von der Basis in Richtung Kaufläche bis etwa zur halben Höhe des Zahnes. Durch die starke hintere Protoconusfurche baucht sich das Antecrochet weit ausladend in den Medisinus. Besonders bei stark abgekauten Zähnen ist die rundliche Abschnürung von Protoconus und Antecrochet deutlich sichtbar. Die vordere Protoconusfurche endet stets im lingual auslaufenden anterioren Cingulum. Dieses ist immer als starke, mehrfach geschwungene, von lingual nach labial leicht aufsteigende Wellenlinie in der Mitte der anterioren Zahnseite ausgebildet. Das anteriore Cingulum ist jedoch besonders im labioanterioren Bereich nahe des Parastyls durch die Druckusur des Nachbarzahnes stark abgenutzt.

Unterschiede: Der zweite obere Molar ist außen etwa so lang wie breit, hat aber wegen der verschiedenen Längen innen und außen meist einen trapezoiden Umriß. Der vorderste Molar ist etwas kleiner, kürzer und relativ breiter als der M^2, der Umriß ist deshalb eher rechteckig. Am M^2 sind Parastyl und Paraconus gleich hoch ausgebildet; bei M^1 ist der Paraconus breiter und höher. Am M^2 ist die Außenwand nur schwach im Bereich des Metaconus geknickt, so daß das Metastyl nur leicht flügelartig nach labial ausgerichtet ist; bei M^1 ist eine stärkere Knickung im Metaconus-Bereich zu er-

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M^1	24	35.0	43.0	8.0	39.1	2.1	5.5	0.44	1.1
M^2	28	36.0	43.0	7.0	39.6	1.8	4.6	0.35	0.9

Tab. 8: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen Molaren (M^1, M^2) von *Prosantorhinus germanicus*.

Merkmals-auspragung	Schema	M^2 K			M^1 K		
A		3	**10%**	p_o=27% p_u=3%	13	**62%**	p_o=63% p_u=18%
B		26	**90%**	p_o=97% p_u=72%	8	**38%**	p_o=63% p_u=18%
		n=29			n=21		



Tab.9: Merkmalskomplex:linguales Cingulum am M^{1-2} von *Prosantorhinus germanicus* (Wang, 1928)

A Ein linguales Cingulum ist nicht ausgebildet.

B Das linguale Cingulum ist als Zapfen an der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus am lingualen Ausgang des Medisinus ausgebildet.

Merkmals-auspragung	Schema	M^2 K			M^1 K		
A		6	**18%**	p_o=33% p_u=7%	1	**5%**	p_o=25% p_u=2%
B		28	**82%**	p_o=93% p_u=63%	19	**95%**	p_o=100% p_u=75%
		n=34			n=20		

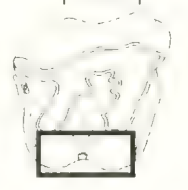


Tab. 10: Merkmalskomplex: labiales Cingulum am M^{1-2} von *Prosantorhinus germanicus* (Wang, 1928)

A Ein labiales Cingulum fehlt.

B Das labiale Cingulum ist als zarter Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.

Merkmals-auspragung	Schema	M^2 K			M^1 K		
A		31	**97%**	p_o=99% p_u=82%	3	**11%**	p_o=27% p_u=2 5%
B		1	**3%**	p_o=17% p_u=0%	25	**89%**	p_o=97% p_u=73%
		n=32			n=28		



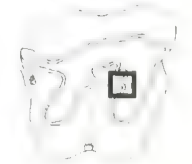
Tab. 11: Merkmalskomplex: lingualer Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus am M^{1-2} von *Prosantorhinus germanicus* (Wang, 1928)

A Der linguale Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus am Ausgang des Medisinus ist U-förmig und weit.

B Der linguale Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus am Ausgang des Medisinus ist V-förmig und eng.

kennen. Über die Hälfte der zweiten oberen Molaren zeigt keine Metaconusrippe. Ist sie jedoch vorhanden, verläuft sie meistens nur nahe der Kaufläche als schwacher Wulst, selten ist sie stärker ausgebildet und zieht dann von der Kaufläche bis zur Hälfte der Außenwand. Am M^1 ist eine Metaconusrippe bis auf wenige Ausnahmen immer vorhanden, meist flach und breit nahe der Kaufläche bis zur Zahnmitte, aber deutlich schmaler und manchmal auch stärker als das Mesostyl.

Merkmals-ausprägung	Schema	M^2 K			M^1 K		
A		28	**85%**	p =93% p =67%	27	**100%**	p =100% p =87%
B		5	**15%**	p =32% p =5%	0	**0%**	p =13% p =0%
		n=33			n=27		



Tab.12: Merkmalskomplex: Crochetgegenfalte am M^{1-2} von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

A Eine Crochetgegenfalte ist nicht vorhanden.

B Eine Crochetgegenfalte ist vorhanden.

Merkmals-ausprägung	Schema	M^2 K			M^1 K		
A		2	**8%**	p =29% p =1 5%	1	**7%**	p =31% p =0%
B		12	**46%**	p =67% p =27%	2	**13%**	p =39% p =2%
C		12	**46%**	p =67% p =27%	12	**80%**	p =96% p =52%
		n=26			n=15		

Tab. 13: Merkmalskomplex: Mesostyl am M^{1-2} von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

A Das Mesostyl fehlt.

B Das Mesostyl ist als flacher, schmaler Wulst ausgebildet und verläuft nur von der Kaufläche bis zur Hälfte der Außenwand des Zahnes, nicht bis zur Basis.

C Das Mesostyl ist als flacher, breit-gerundeter Wulst nahe der Kaufläche auf der Labialseite ausgebildet und endet basal in einem kleinen Zapfen des Außencingulums.

Bei fast allen M^2 ist das labiale Cingulum als zarter Saum direkt an der Schmelzbasis ausgebildet, manchmal fehlt es auch ganz. Am M^1 fehlt ein labiales Cingulum nur an ganz wenigen Zähnen; meistens ist es – stärker als bei M^2 – als deutliche Leiste direkt an der Basis erkennbar. Etwa in der Mitte dieses Cingulums befindet sich eine kleine zapfenartige Verlängerung nach okklusal, die manchmal mit dem Mesostyl verbunden ist. Am M^1 ist das posteriore Cingulum im Bereich der Postfossette tiefer und markanter basalwärts eingekerbt als am M^2.

Die Hauptgrube, der Medisinus, ist bei M^2 V-förmig und tief, wird nach lingual etwas breiter und endet im lingualen Cingulum. Am M^1 ist der Medisinus nicht nur im zentralen Teil des Zahnes eng und tief, sondern auch im lingualen Bereich, wo er direkt an der Basis ausläuft. Das linguale Cingulum ist bei M^2 nur als kleiner Zapfen an der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus im Ausgang des Medisinus ausgebildet, selten fehlt es ganz. Der linguale Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus ist weit und U-förmig, d. h. es bleibt Platz für den schon erwähnten lingualen Cingulumzapfen. Da am M^1 der Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus sehr eng ist, bleibt wenig Platz für die Bildung eines lingualen Cingulums. Dieses fehlt am M^1 oft, da sich Hypoconus und Protoconus basal berühren.

Sekundärelemente am M^2: eine Crista ist nur an einem M^2 als rundlich-länglicher, in den Medisinus vorspringender Sporn beobachtet worden. Eine Crochetgegenfalte ist nur an fünf M^2 vorhanden, an denen sie einen schmalen kleinen rundlichen Sporn bildet, der nahe an das Crochet heranreicht, aber nie mit diesem verschmilzt. Das Crochet ist am M^2 bis auf wenige Ausnahmen immer als länglich-runder, einfacher oder auch zugespitzter Sporn vorhanden; nur an einem M^2 ist das Crochet als mehrfacher Sporn ausgebildet. Verschmelzungen zwischen den drei Sekundärelementen und die damit verbundene Bildung einer Medifossette treten am M^2 nicht auf.

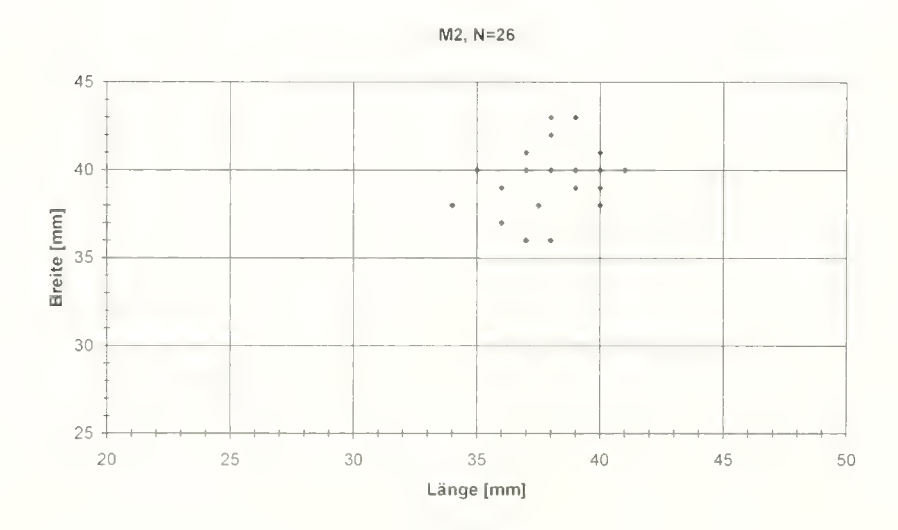
Merkmals-ausprägung	Schema	K	M²		K	M¹	
A		16	**55%**	p,=74% p.=36%	2	**13%**	p,=39% p.=2%
B		10	**35%**	p. =53% p,=18%	10	**67%**	p =87% p,=37%
C		3	**10%**	p. =27% p. =2 5%	3	**20%**	p. =47% p.=5%
		n=29			n=15		

Tab. 14: Merkmalskomplex: Metaconusrippe am M¹ ² von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

A Die Metaconusrippe fehlt.

B Die Metaconusrippe ist nahe der Kaufläche als schwacher Wulst auf der Labialseite ausgeprägt.

C Die Metaconusrippe ist nahe der Kaufläche als stärkerer Wulst ausgeprägt und verläuft von der Kaufläche bis zur Hälfte der Außenwand.



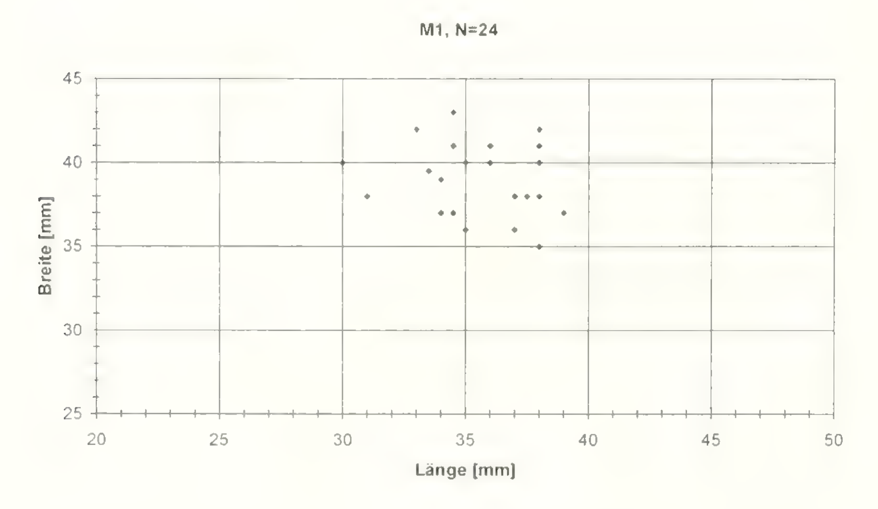


Abb. 17: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen Molaren von *Prosantorhinus germanicus*: Die beiden oberen Molaren M¹ und M² unterscheiden sich kaum in der Breite, differieren aber etwas in den Längenwerten.

Sekundärelemente am M^1: Crista und Crochetgegenfalte treten nie auf, das Crochet ist fast immer vorhanden: meist als schmaler, länglich-gerundeter, einfacher Sporn, manchmal auch breit- gerundet und kurz, in seltenen Fällen fehlt es ganz. Nur an einem Zahn tritt ein mehrfacher Crochet-Sporn auf.

3.1.5 Obere Prämolaren

Materialliste der 180 oberen Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

19 P^4 BSP 1959 II 2702, 2707, 2919, 2924, 2929, 2932, 2938, 2940, 2947, 2952, 2960, 2962, 2965-2967, 2969, 4514, 4557, 4567

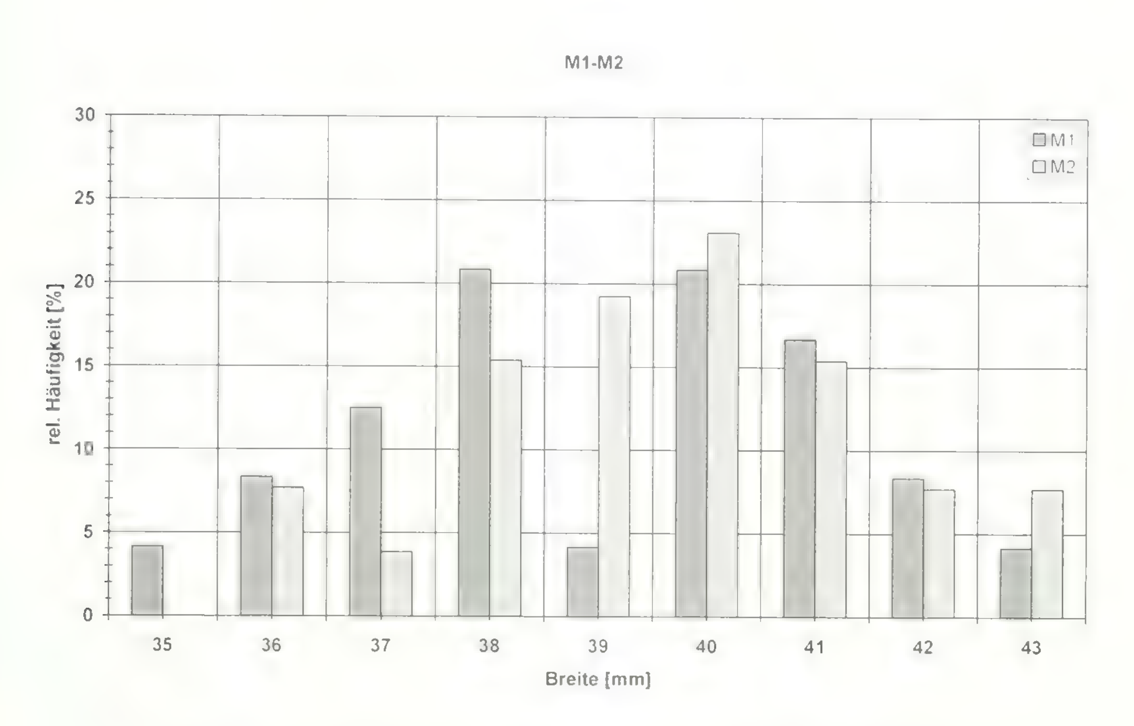


Abb. 18: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen Molaren M^{1-2} von *Prosantorhinus germanicus*.

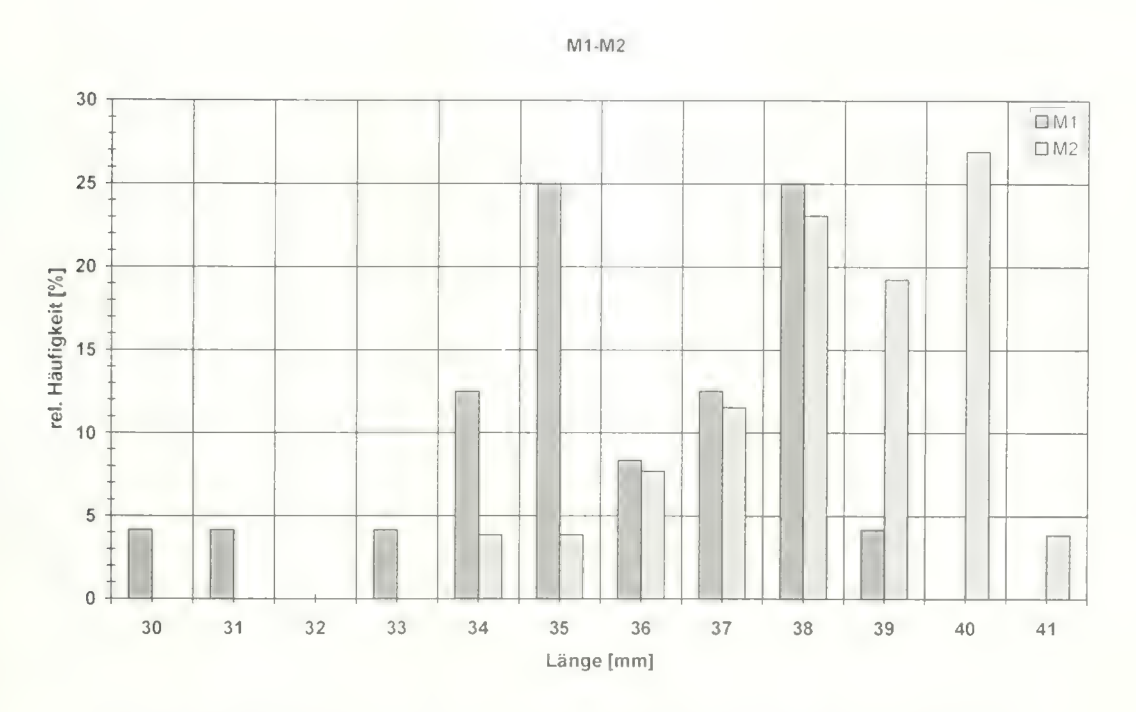


Abb. 19: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen Molaren M^{1-2} von *Prosantorhinus germanicus*.

39 P BSP 1959 II 1918, 2920-2923, 2925-2928, 2930, 2931, 2933-2936, 2937, 2939, 2941-2946, 2949-2951, 2953-2958, 2961, 2963, 2964, 3569, 4505 4536, 4542 (fragm.)
19 P BSP 1959 II 2706, 2874, 2876, 2883, 2884, 2888, 2889, 2896, 2897, 2901-2904, 2907-2910, 2914, 4566
25 P BSP 1959 II 2872, 2873, 2875, 2877, 2879-2882, 2885-2887, 2891, 2892, 2894, 2898, 2899, 2905, 2906, 2911-2913, 2915, 2916, 4515, 4556 (fragm.)
23 P BSP 1959 II 2703, 2710, 2714-2717, 2719-2722, 2724, 2727-2730, 2734, 2735, 2739, 2740, 2745, 2746, 2752, 4565
25 P^2 BSP 1959 II 2711-2713, 2718, 2725, 2726, 2732, 2736-2738, 2741-2744, 2748-2751, 2753, 2754, 4490, 4496, 4497, 4520, 4522 (fragm.)
24 P^1 BSP 1959 II 2315, 2317-2322, 2324-2327, 2329, 2330, 2333-2340, 3180, 3181, 4485
6 P^1 BSP 1959 II 2323, 2328, 2331, 2332, 2341, 4491 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität an P^4 und P^3 (Abb. 20-21)

G e m e i n s a m k e i t e n: Metaconusrippe und Mesostyl treten auf der Externseite nur nahe der Kaufläche als ganz schwache und flache unscheinbare Leisten auf. Die okklusale Kante des Metastyls ist ganz schwach, der basale Teil bei einigen Zähnen stärker nach labial gebogen und ragt bei einigen P^3 als Ausbuchtung über die Labialseite hinaus. Die Postfossette ist wie bei den Molaren tief und trichterförmig; das posteriore Cingulum ist immer vorhanden, jedoch vorwiegend im Bereich der Postfossette als mehrfach geschwungene Wellenlinie in der Mitte der posterioren Zahnseite ausgebildet. Es ist in der Mitte der Postfossette basalwärts eingekerbt und läuft an der postero-labialen Zahnkante basal aus.

Der Medisinus ist im zentralen Zahnteil recht eng und tief und endet schon an der Stelle, wo Antecrochet und Hypoconus basal zusammentreffen und eine Schwelle bilden, d. h. den Medisinus hoch abschließen. Das anteriore Cingulum ist immer als starke Leiste ausgebildet, die von der vorderen Protoconusfurche als mehrfach geschwungene, von lingual nach labial leicht aufsteigende Wellenlinie in der Mitte der anterioren Zahnseite vorhanden ist. Im Bereich des Parastyls kann sie jedoch durch die Druckusur des Nachbarzahnes besonders stark abgenutzt sein. Am P^3 ist das anteriore Cingulum lediglich etwas schmaler und nicht so markant ausgebildet.

U n t e r s c h i e d e: Der hinterste Prämolar ist der größte der vier Prämolaren. Der Ectoloph ist ganz gerade, d. h. nicht im Bereich des Metaconus geknickt und als plane Fläche nach lingual geneigt; die Stärke der Neigung ist unterschiedlich. Vom Umriß her ist der rechteckige P^3 gegenüber dem letzten Prämolaren deutlich verkleinert. Die Außenwand ist konvex und nach lingual geneigt.

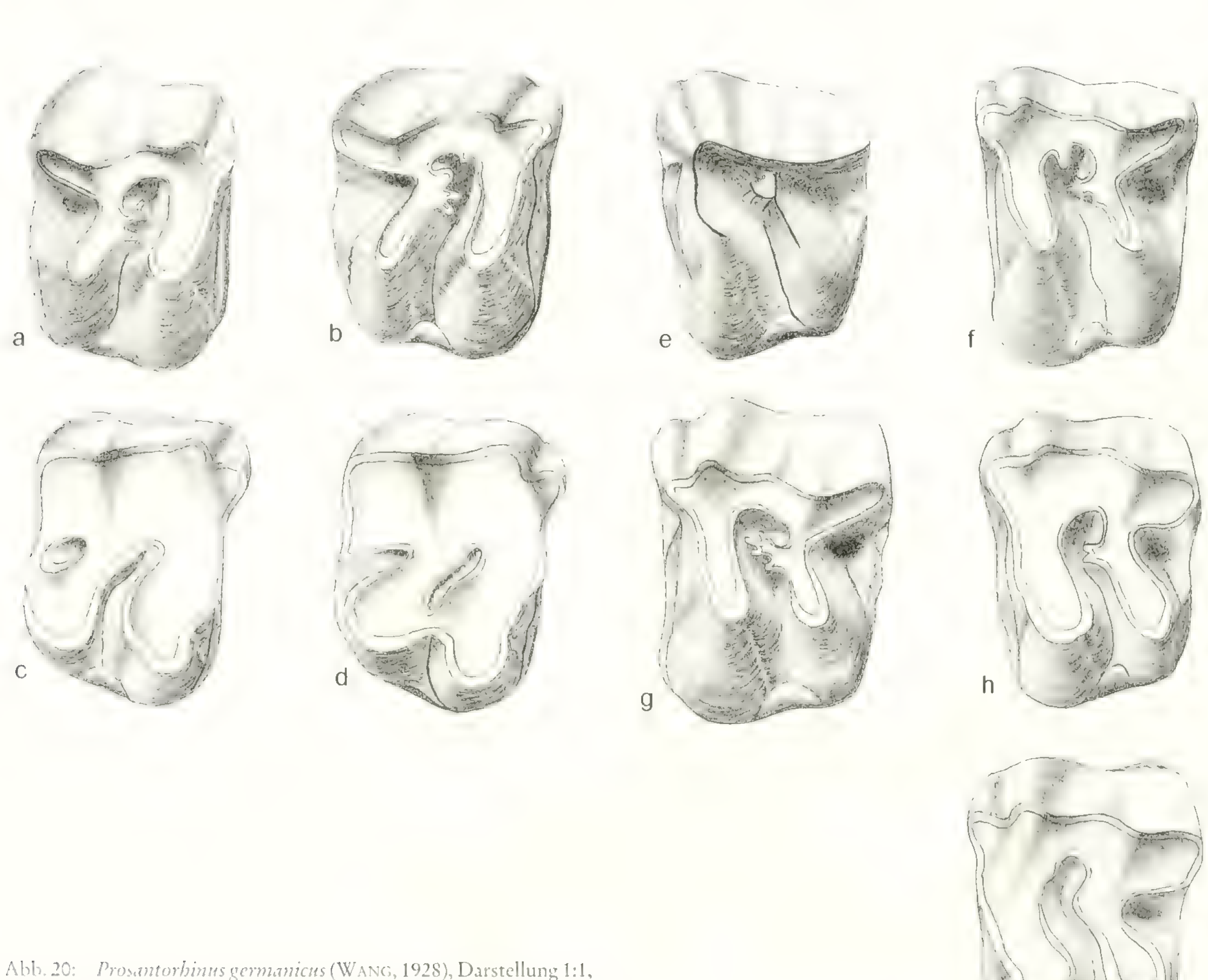


Abb. 20: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P^4. a: BSP 1959 II 2925 dex; b: BSP 1959 II 2923 dex; c: BSP 1959 II 2932 dex; d: BSP 1959 II 2929 dex; e: BSP 1959 II 2966 sin; f: BSP 1959 II 2962 sin; g: BSP 1959 II 2940 sin; h: BSP 1959 II 2969 sin; i: BSP 1959 II 2947 sin.

Am P^4 bilden Parastyl und Paraconus zwei durchgehend starke rundliche Wülste von basal bis okklusal, wobei – wie bei den Molaren – das Parastyl okklusal zugespitzt und der Paraconus okklusal rundlich auslaufen. Der Paraconus ist bei einigen Zähnen höher und breiter als das Parastyl ausgebildet, oft sind beide Wülste auch gleich stark. Die Ausbildung der Parastylfurche ist variabel: sie kann V-förmig und markant oder U-förmig flach und weit von basal bis okklusal vorhanden sein. Parastyl, Paraconus und Parastylfurche sind oft leicht asymmetrisch nach vorn geneigt. Am P^3 ist das Parastyl ein hoher, aber schmaler, gleichmäßig starker Wulst von basal bis okklusal und damit deutlich stärker ausgebildet als der Paraconus, der basal ganz breit und flach, nach okklusal stärker und markanter in Erscheinung tritt. Diese beiden Wülste sind aber deutlich schwächer ausgebildet als bei P^4. Die Parastylfurche am P^3 ist immer ganz breit, flach und U-förmig.

Das labiale Cingulum ist am P^4 als mehr oder weniger starker, oft unterbrochener Saum direkt an der Schmelzbasis fast immer entwickelt und kann in seltenen Fällen auch ganz fehlen. Am P^3 ist das labiale Cingulum zwar auch als mehr oder weniger starke Leiste vorhanden, aber nur im postero-labialen Bereich direkt an der Basis und kann auch ganz fehlen. Das posteriore Cingulum ist bei P^3 länger als bei P^4 ausgebildet, d. h. es geht ohne Unterbrechung in das labiale, gelegentlich auch in das linguale Cingulum über.

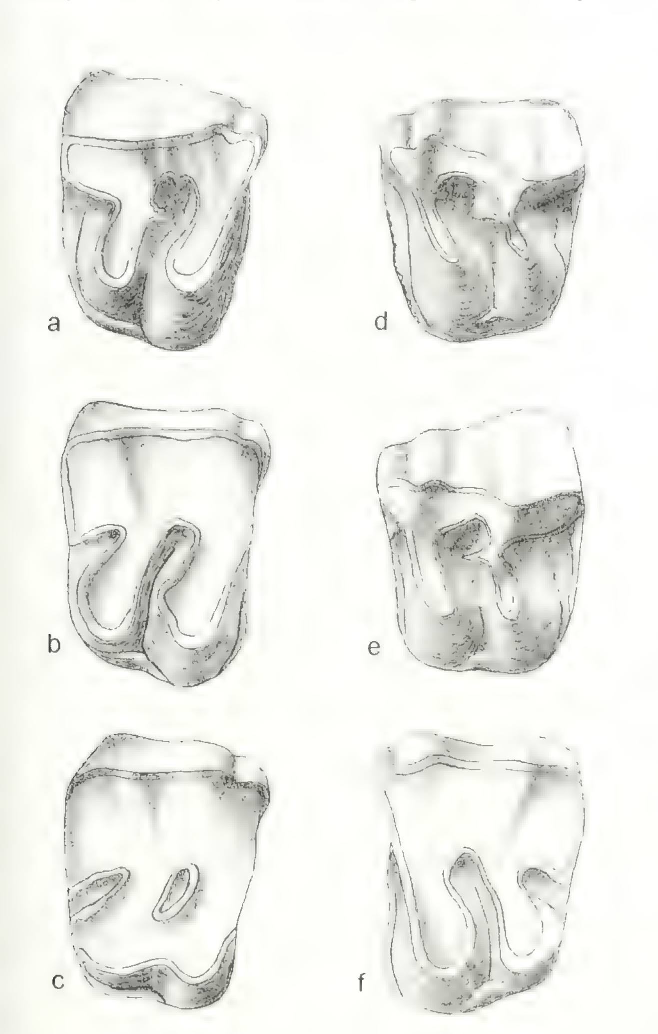


Abb. 21: *Prosantorhinus germanicus* (Wang, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P^3. a: BSP 1959 II 2908 dex; b: BSP 1959 II 2903 dex; c: BSP 1959 II 2904 dex; d: BSP 1959 II 2874 sin; e: BSP 1959 II 2884 sin; f: BSP 1959 II 2876 sin.

Am P^4 kommt es zwischen Antecrochet und der anterioren Seite des Hypoconus bei einigen wenigen Zähnen zur Ausbildung einer Brücke; am P^3 verschmelzen Antecrochet und Hypoconus nur bei stark abgekauten Zähnen. Das linguale Cingulum ist am P^4 sehr variabel: hauptsächlich ist es als mehr oder weniger hoher und breiter Riegel oder Zapfen zwischen Hypoconus und Protoconus entwickelt, kann in seltenen Fällen auch eine durchgehende Leiste zwischen Protoconus und Hypoconus bilden oder gelegentlich auch ganz fehlen. Das linguale Cingulum ist am P^3 meist als schräger Riegel zwischen Hypoconus und Protoconus ausgebildet und geht manchmal direkt in das posteriore Cingulum über.

Die vordere und hintere Hypoconusfurche fehlen am P^4 fast immer, bei einigen Zähnen ist jedoch eine ganz schwache Eindellung im Bereich der vorderen Hypoconusfurche beobachtet worden. Hingegen sind die beiden Furchen am Protoconus immer markant und V-förmig ausgebildet, jedoch nicht so stark wie bei den Molaren, d. h. nur an stark abgekauten Zähnen ist okklusal noch eine starke Schnürung von Protoconus und Antecrochet sichtbar. Am Hypoconus treten bei P^3 nie Furchen auf, am Protoconus gelegentlich ganz schwach angedeutete Eindellungen, meist fehlen sie jedoch auch dort.

S e k u n d ä r e l e m e n t e: Am P^4 ist das Crochet immer vorhanden und meist als zwei- bis mehrfacher Sporn entwickelt. Eine Crista ist nur selten ausgebildet und ragt dann als kurzer, länglich-gerundeter Sporn in den Medisinus. Brückenbildungen zwischen Crochet und Crista kommen nicht vor; die Crochetgegenfalte fehlt immer. Sofern am P^3 ein Crochet vorhanden ist, bildet es einen spitzen länglichen Sporn, der in den Medisinus vorragt; nur ein Zahn zeigt einen mehrfachen Crochet-Sporn, oft fehlt es auch ganz. Eine Crista kann am P^3 vorkommen, ist aber sehr selten; eine Crochetgegenfalte ist nie ausgebildet.

Morphologische Merkmale und Variabilität am P^2 (Abb. 22)

Am zweiten Prämolaren (Abb. 22) ist der Protoloph bereits deutlich verkürzt. Der Ectoloph ist stärker konvex und markanter nach lingual geneigt; die postero-labiale Kante der Außenwand ist höher als die antero-labiale Kante. Metaconusrippe und Mesostyl fehlen immer bzw. nur an einem Zahn ist noch ein ganz flaches schwaches, breit-gerundetes Mesostyl erkennbar. Parastyl und Paraconus sind weit auseinander gerückt, d. h. der Paraconus ist weiter zur Mitte der Externseite verschoben. Beide Wülste sind markant, wenn auch schmal und nicht so hoch, von basal bis okklusal ausgebildet; die Parastylfurche ist als solche nicht mehr vorhanden, da der Bereich zwischen Parastyl und Paraconus flach und weit ist.

Ein labiales Cingulum ist meist reliktisch als kleine Leiste an der postero- und antero-labialen Kante vorhanden. Die Postfossette ist klein und trichterförmig, aber nicht sehr tief. Das posteriore Cingulum ist wie bei den anderen Prämolaren entwickelt, jedoch recht kräftig und geht oft ohne Unterbrechung in das linguale Cingulum über. Der Medisinus kann V-förmig und tief sein und sich gerade bis zum lingualen

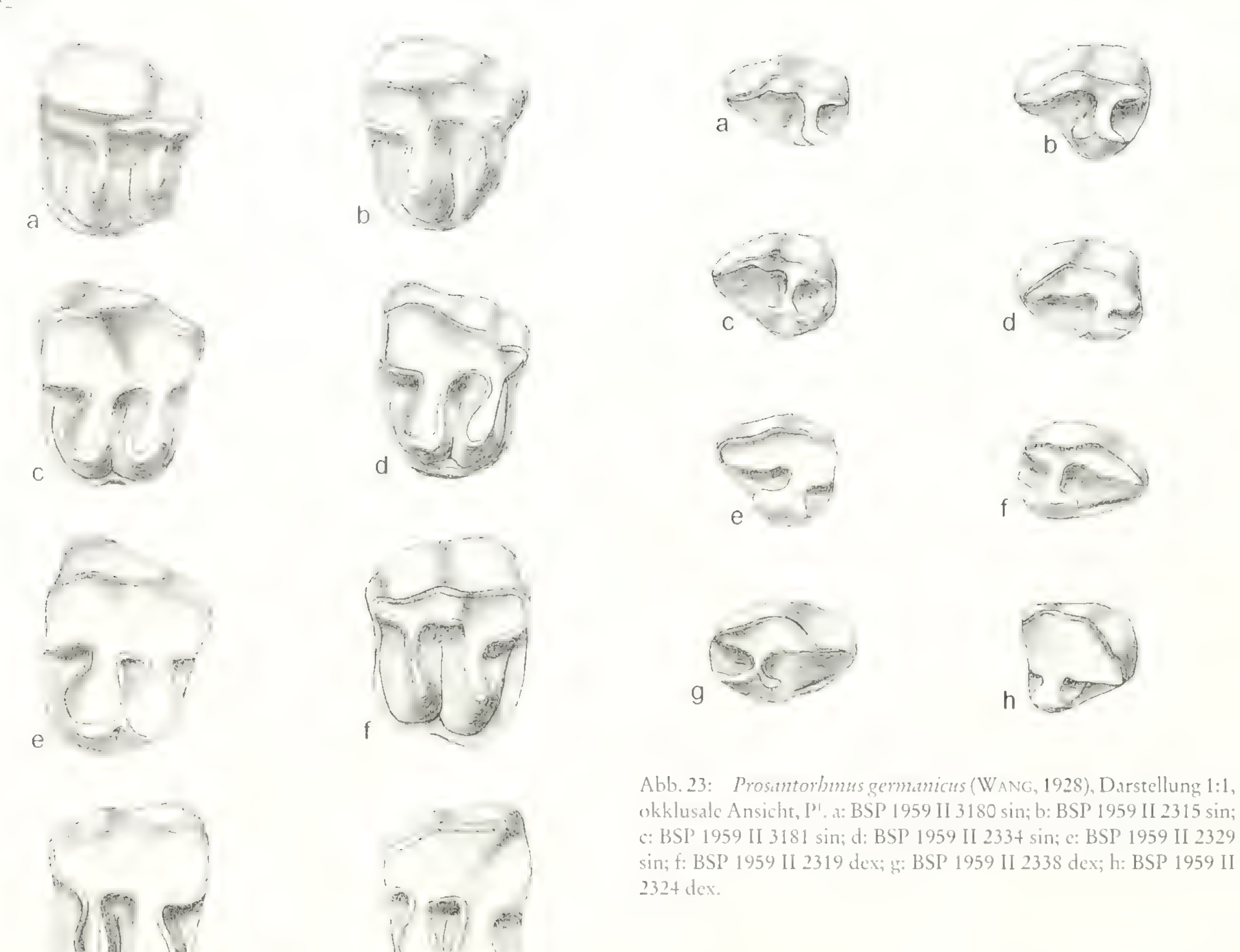


Abb. 22: *Prosantorhinus germanicus* (Wang, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P^2. a: BSP 1959 II 2717 dex; b: BSP 1959 II 2716 dex; c: BSP 1959 II 2727 dex; d: BSP 1959 II 2722 dex; e: BSP 1959 II 2721 dex; f: BSP 1959 II 2749 sin; g: BSP 1959 II 2740 sin; h: BSP 1959 II 2746 sin.

Abb. 23: *Prosantorhinus germanicus* (Wang, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P^1. a: BSP 1959 II 3180 sin; b: BSP 1959 II 2315 sin; c: BSP 1959 II 3181 sin; d: BSP 1959 II 2334 sin; e: BSP 1959 II 2329 sin; f: BSP 1959 II 2319 dex; g: BSP 1959 II 2338 dex; h: BSP 1959 II 2324 dex.

Cingulum erstrecken, in dem er dann endet. Bei einigen Zähnen ist er jedoch auch trichterförmig und kurz und endet bereits dort, wo sich die Innenhöcker Protoconus und Hypoconus basal berühren und den Medisinus somit abschließen.

Das linguale Cingulum kann als durchgehende Leiste vorhanden sein oder nur vom Medisinus oberhalb der Basis um den Hypoconus herum zum posterioren Cingulum ziehen; gelegentlich ist auch nur ein Riegel zwischen den Innenhöckern vorhanden. Das anteriore Cingulum ist immer ausgebildet, meist als schwache Leiste, die vom Innencingulum ununterbrochen an der anterioren Zahnseite entlangzieht. Oft ist auch nur ein kleiner Cingulum-Riegel im Bereich des Parastyls vorhanden.

Bei allen Zähnen kommt es jedoch zwischen Parastyl, Protoloph und anteriorem Cingulum zur Bildung einer kleinen trichterförmigen Präfossette (nach Heissig 1984). Die Querjoche sind nur ganz schwach schräggestellt, bei einigen Zähnen liegen sie sogar senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers. Der Protoloph ist schmal und kurz ausgebildet und ist auch bei stärker abgekauten Zähnen nicht oder nur ganz schwach mit der Internseite des Ectolophs verschmolzen. Weder am Hypoconus noch am Protoconus treten Furchen auf; ebenso fehlen bei fast allen Zähnen die Sekundärelemente: nur zwei Zähne zeigen den Ansatz einer Crista.

Morphologische Merkmale und Variabilität am P^1 (Abb. 23)

Der P^1 (Abb. 23) ist der vorderste und kleinste Prämolar und hat ein reduziertes Kronenmuster. Der Ectoloph ist von basal nach okklusal leicht konvex und nach lingual geneigt; ebenso ist er auch von anterior nach posterior leicht gekrümmt. Die Vorderseite wird nur von dem schwachen schmalen Parastylwulst gebildet, der von basal bis okklusal in gleichbleibender Stärke verläuft. Der Paraconus ist weiter zur Mitte der Außenwand gerückt und ist als breiter flacher Wulst vor allem okklusal als solcher noch mehr oder weniger stark erkennbar. Eine Parastylfurche ist nicht mehr ausgebildet, denn der Bereich zwischen Parastyl und Paraconus ist ganz flach und weit. Metaconusrippe und Mesostyl fehlen an der Externseite ebenso wie ein labiales Cingulum.

Von den beiden Querjochen ist nur noch der Metaloph vorhanden, der Protoloph fehlt immer. Das hintere Joch, der Metaloph, ist an der internen Anheftungsstelle am Ectoloph ganz kurz und schmal und endet lingual an der Basis etwas breiter gerundet, wobei der Hypoconus nach posterior gedreht ist. Der Hypoconus ist immer mit dem schmalen posterioren Cingulum verbunden, so daß es bei allen Zähnen zur Bildung einer tiefen, trichterförmigen Postfossette kommt.

An der antero-lingualen Seite des Metalophs setzt das Innencingulum an, das an dieser Stelle einen kleinen Höcker bilden kann und dann bis zum Parastyl als schwache, aber immer markant ausgeprägte Leiste etwas oberhalb der Basis verläuft. Der Medisinus ist in der Zahnmitte als kleiner Trichter oder kurze Rinne vorhanden, die im lingualen Cingulumhöcker oder -riegel endet. Schnürfurchen und Sekundärelemente fehlen immer am P^1.

Der P^1 hat bei den Sandelzhausener Nashörnern keinen Milchzahnvorläufer; er erscheint kurz nach den Milchzähnen und fällt früh wieder aus, d. h. es gibt nur einen Zahn auf dieser Zahnposition. Heissig (1969: 15) weist auf die Reduktion des Zahnwechsels hin: Bei primitiven Formen wird der D^1 noch normal gewechselt, bei allen rezenten Formen persistiert der erste Prämolar im Oberkiefer; der D^1 ist also verlorengegangen.

Variabilität morphologischer Merkmale der oberen Prämolaren (P^4-P^2) von *Prosantorhinus germanicus*
(Tab. 17-20, Abb. 24-27)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P^1	24	14 5	18,5	4,0	16,4	1,0	6,4	0,21	1,3
P^2	24	21 0	24,0	3,0	22,0	0,9	4 0	0,18	0 8
P^3	21	24 0	29,0	5,0	27,3	1,2	4,6	0,27	1,0
P^4	22	28 5	36,0	7,5	31,0	1,9	6,0	0 40	1 3

Tab. 15: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen Prämolaren (P^1-P^4) von *Prosantorhinus germanicus*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P^1	24	11,5	17 0	5 5	14 5	1 3	8 7	0,26	1 8
P^2	25	19,0	31 0	12 0	27 6	2,2	7,8	0,43	1,6
P^3	25	31,5	39 0	7 5	35 2	1,8	5 2	0 37	1,0
P^4	30	26,0	45 0	19 0	39 8	4,5	11,4	0 82	2,1

Tab. 16: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen Prämolaren (P^1-P^4) von *Prosantorhinus germanicus*.

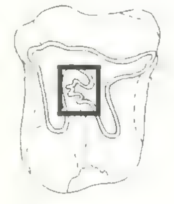
Merkmalsausprägung	Schema	P^4 K			P^3 K			P^2 K		
A		0	**0%**	p =26% p =0%	3	**23%**	p =54% p =5%	24	**96%**	p =98% p =80%
B		0	**0%**	p =26% p =0%	8	**62%**	p =86% p =31%	1	**4%**	p =20% p =2%
C		13	**100%**	p =100% p =73%	2	**15%**	p =46% p =2,5%	0	**0%**	p =14% p =0%
		n=13			n=13			n=25		

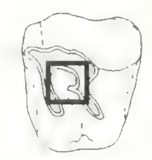
Tab. 17: Merkmalskomplex: Ausbildung des Crochets an den oberen Prämolaren P^{2-4} von *Prosantorhinus germanicus*.

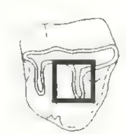
A Das Crochet fehlt.

B Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet.

C Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet.







Merkmals-auspragung	Schema	P^4 K			P^3 K			P^2 K		
A		0	**0%**	p_o=8% p_u=0%	0	**0%**	p_o=13% p_u=0%	3	**8%**	p_o=22% p_u=2 5%
B		3	**7%**	p_o=18% p_u=2%	0	**0%**	p_o=13% p_u=0%	0	**0%**	p_o=11% p_u=0%
C		20	**45%**	p_o=61% p_u=29%	15	**48%**	p_o=67% p_u=30%	0	**0%**	p_o=11% p_u=0%
D		19	**43%**	p_o=58% p_u=27%	12	**39%**	p_o=58% p_u=22%	4	**11%**	p_o=26% p_u=3%
E		2	**5%**	p_o=17% p_u=2%	4	**13%**	p_o=30% p_u=4%	29	**81%**	p_o=92% p_u=63%
		n=44			n=31			n=36		

Tab. 18: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den oberen Prämolaren P^{2-4} von *Prosantorhinus germanicus.*

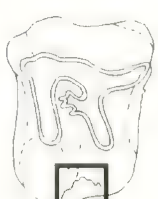
A Das linguale Cingulum fehlt.

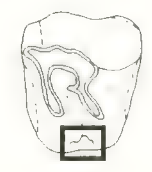
B Das linguale Cingulum ist als Riegel zwischen Hypoconus und Protoconus ausgebildet.

C Das linguale Cingulum ist als Zapfen zwischen Hypoconus und Protoconus ausgebildet.

D Das linguale Cingulum ist zwischen Hypoconus und Protoconus basalwärts eingekerbt.

E Das linguale Cingulum bildet eine durchgehende Leiste vom Protoconus zum Hypoconus.





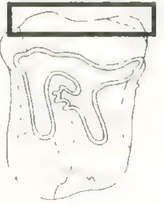


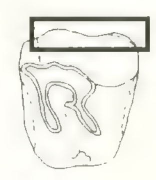
Merkmals-auspragung	Schema	P^4 K			P^3 K			P^2 K		
A		2	**6%**	p_o=21% p_u=1%	11	**52%**	p_o=74% p_u=28%	8	**36%**	p_o=58% p_u=17%
B		30	**94%**	p_o=99% p_u=78%	10	**48%**	p_o=73% p_u=27%	14	**64%**	p_o=83% p_u=42%
		n=32			n=21			n=22		

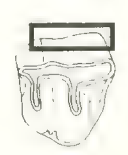
Tab.19: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den oberen Prämolaren P^{2-4} von *Prosantorhinus germanicus.*

A Das labiale Cingulum fehlt.

B Das labiale Cingulum ist als schwacher Saum nahe der Basis ausgebildet.





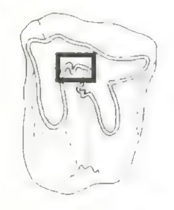


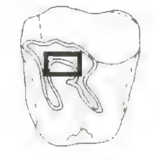
Merkmals-ausprägung	Schema	P^4 K			P^3 K			P^2 K		
A		34	**89%**	p =97% p =74%	26	**96%**	p =98% p =81%	30	**100%**	p =99% p =87%
B		4	**11%**	p =24% p =2 5%	1	**4%**	p =19% p =1%	0	**0%**	p =14% p =0%
		n=38			n=27			n=30		

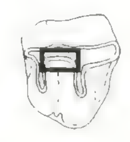
Tab. 20: Merkmalskomplex: Ausbildung der Crista an den oberen Prämolaren P^{2-4} von *Prosantorhinus germanicus.*

A Eine Crista ist nicht ausgebildet.

B Eine Crista ist ausgebildet.







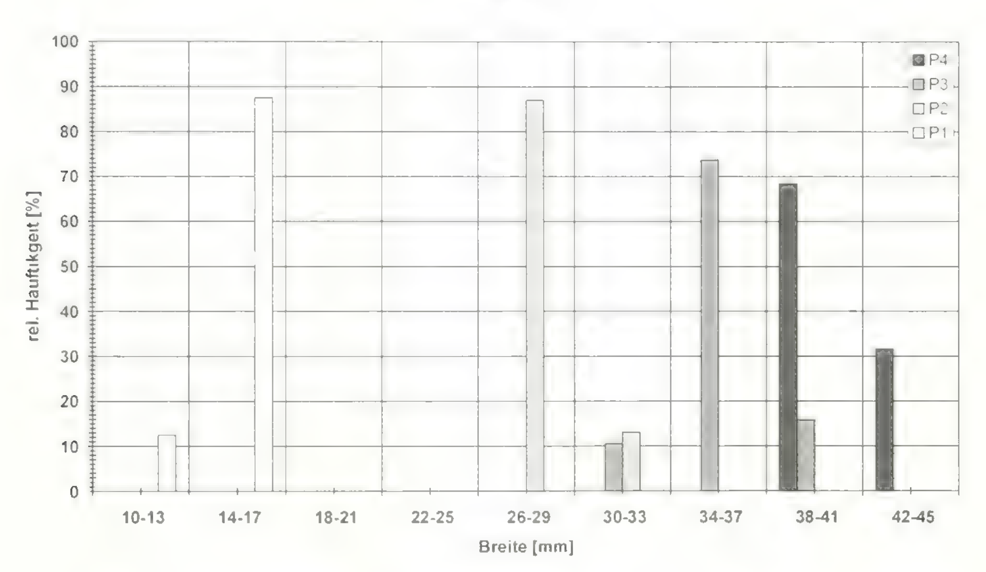


Abb. 24: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus.*

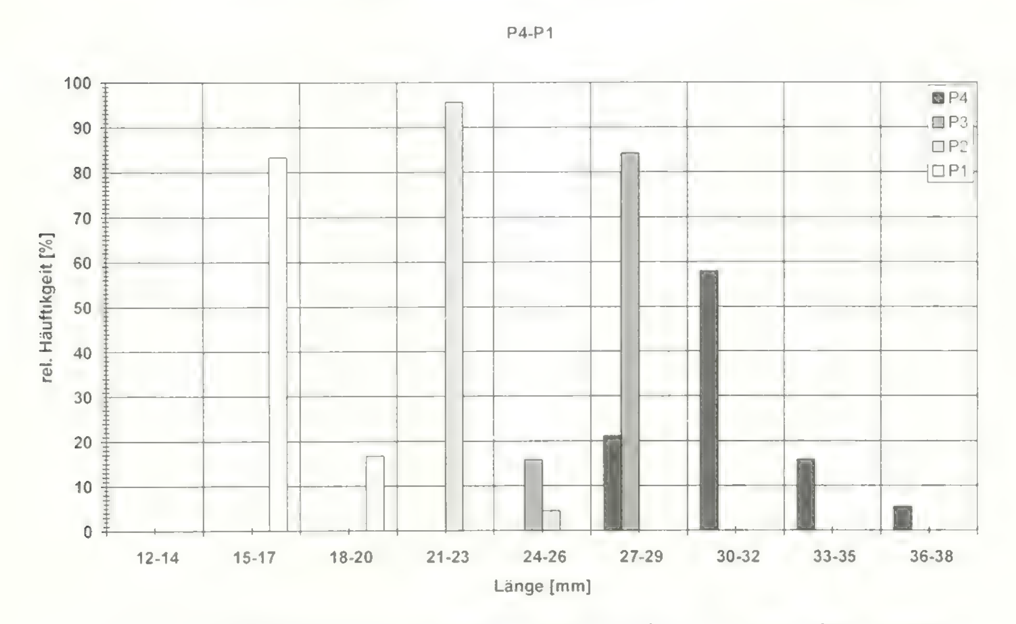
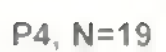
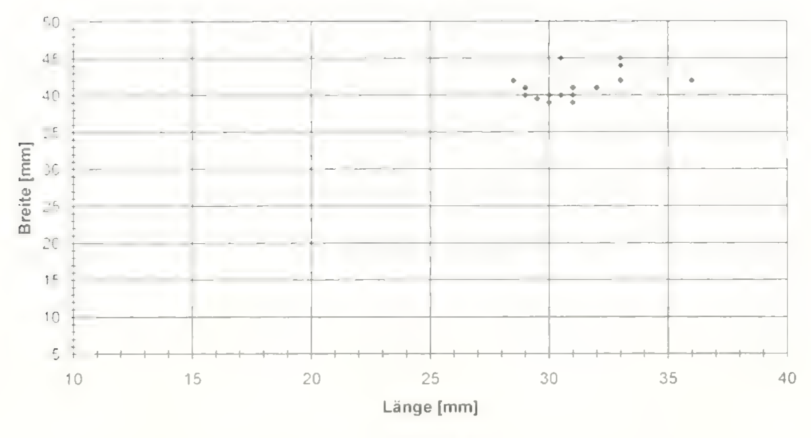


Abb. 25: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus.*

Die oberen Prämolaren unterscheiden sich in ihren Längen- und Breitenwerten deutlich und die einzelnen Zahnpositionen können fast zweifelsfrei und eindeutig festgelegt werden.





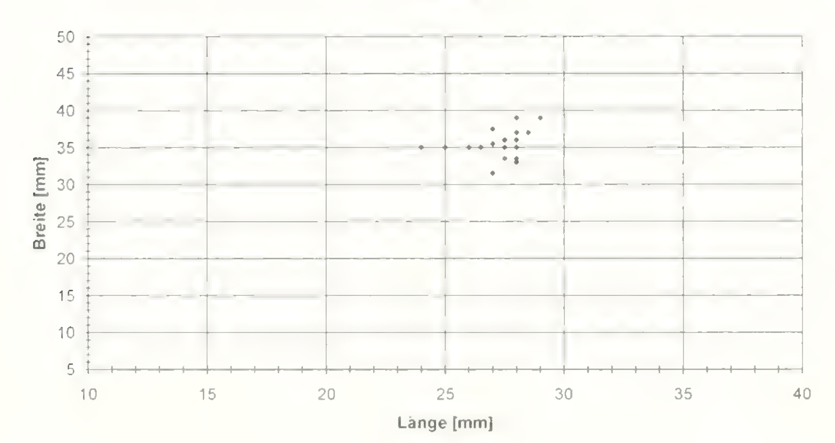
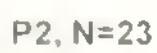
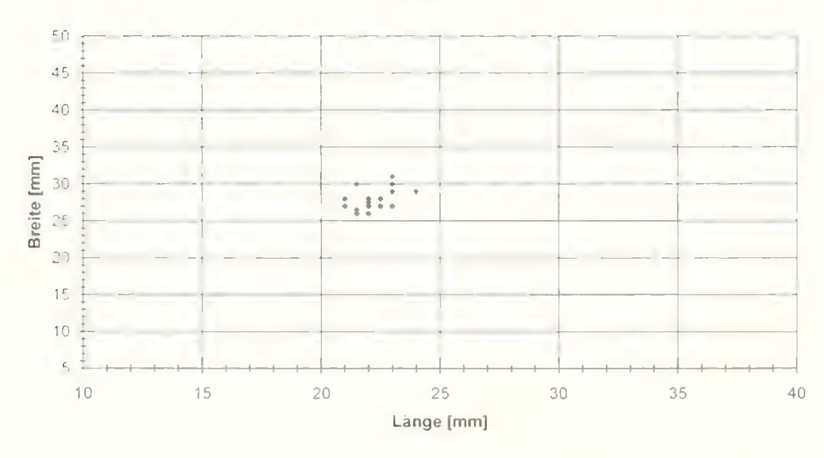


Abb. 26: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen Prämolaren (P^4, P^3) von *Prosantorhinus germanicus*.





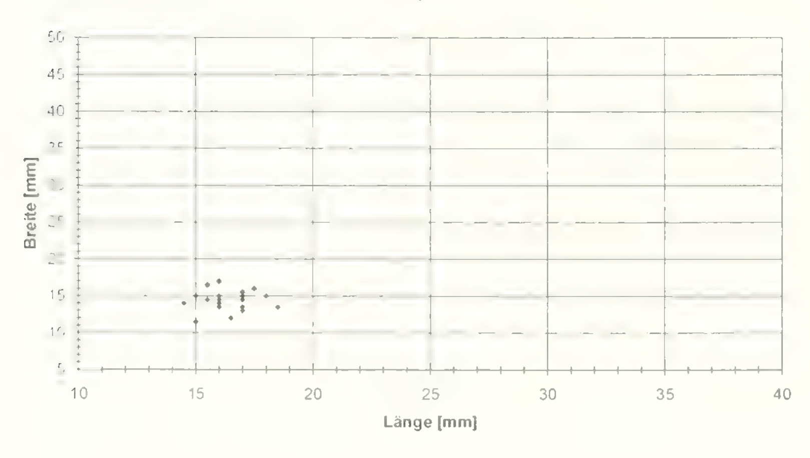


Abb. 27: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen Prämolaren (P^2, P^1) von *Prosantorhinus germanicus*.

3.1.6 Obere lakteale Prämolaren

Materialliste der 101 oberen laktealen Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

15	D^4	BSP 1959 II 2379, 2380, 2382, 2384, 2386-2388, 2390, 2392-2395, 2397, 4503, 4543
16	D^4	BSP 1959 II 2368-2371, 2374-2378, 2381, 2383, 2389, 2391, 2396, 3427, 4544 (fragm.)
15	D^3	BSP 1959 II 2343, 2344, 2346-2348, 2353-2356, 2358, 2361-2364, 4513
14	D^3	BSP 1959 II 2342, 2345, 2349-2352, 2357, 2360, 2365-2367, 2385, 4516, 4528 (fragm.)
16	D^2	BSP 1959 II 2284, 2287-2289, 2291, 2296-2298, 2306, 2308, 2309, 2313, 2314, 3194, 3207, 4511
25	D^2	BSP 1959 II 2282, 2283, 2285, 2286, 2290, 2292-2295, 2299, 2300-2305, 2307, 2310-2312, 4486, 4494, 4495, 4499, 4524 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität der oberen laktealen Prämolaren (D^4, D^3) von *Prosantorhinus germanicus* (Abb. 28-29, Tab. 21-27)

Gemeinsamkeiten: Der Ectoloph ist nur schwach konvex und neigt sich etwas nach lingual, im Bereich des Metaconus ist er nicht geknickt. Parastyl und Paraconus bilden zwei rundliche Wülste, die basal zusammenlaufen und besonders in halber Höhe der Außenwand durch eine markante, meist V-förmige und tiefe Parastylfurche getrennt sind, die okklusal U-förmig und weit ausläuft. Der Paraconus ist oft etwas höher und breiter gerundet, wohingegen das Parastyl etwas schmaler ausgebildet ist. Okklusal endet der Paraconus breit gerundet, das Parastyl als zugespitzter Grat. Sofern die Metaconusrippe nicht ganz fehlt, was bei einigen Zähnen der Fall ist, ist sie entweder als Wulst ausgebildet, der nahe der Kaufläche schmal, zur Basis hin breiter vorhanden ist oder als durchgehend schwacher und schmaler Wulst an der Labialseite von okklusal bis basal. Das Metastyl bildet als leicht verdickter Grat den posterioren Abschluß der Außenwand und ist nicht flügelartig nach labial geknickt wie z. B. am M^2.

Die Postfossette ist wie bei den adulten Zähnen trichterförmig, aber seichter und wird durch das posteriore Cingulum verschlossen; dieses ist immer markant und als deutliche, mehrfach geschwungene Leiste vorhanden und im Bereich der Postfossette nach basal eingekerbt. Das posteriore Cingulum endet postero-labial am Metastyl, postero-lingual oberhalb der Schmelzbasis im Bereich der hinteren Hypoconusfurche. Am Metaloph ist immer eine deutliche V-förmige und tiefe vordere Hypoconusfurche ausgebildet, die von der halben Höhe des D^3 und D^4 bis zur Basis verläuft wo sie im Medisinus endet. Die hintere Hypoconusfurche ist schwächer, meist V-förmig,

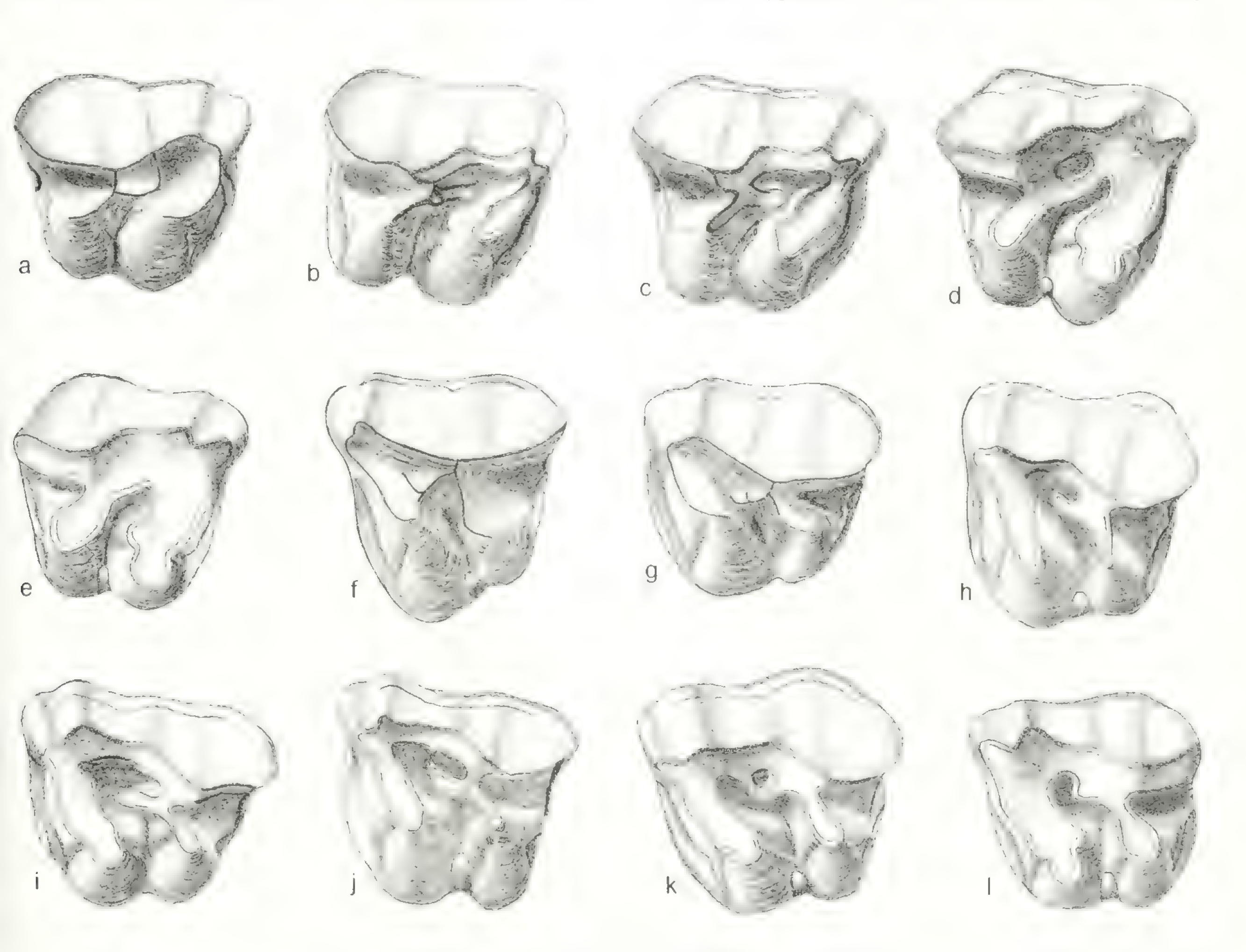


Abb. 28: *Prosantorhinus germanicus* (Wang, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D^4. a: BSP 1959 II 2380 dex; b: BSP 1959 II 2390 dex; c: BSP 1959 II 2397 dex; d: BSP 1959 II 2387 dex; e: BSP 1959 II 2379 dex; f: BSP 1959 II 2392 sin; g: BSP 1959 II 2386 sin; h: BSP 1959 II 2393 sin; i: BSP 1959 II 2391 sin; j: BSP 1959 II 2383 sin; k: BSP 1959 II 2377 sin; l: BSP 1959 II 2388 sin.

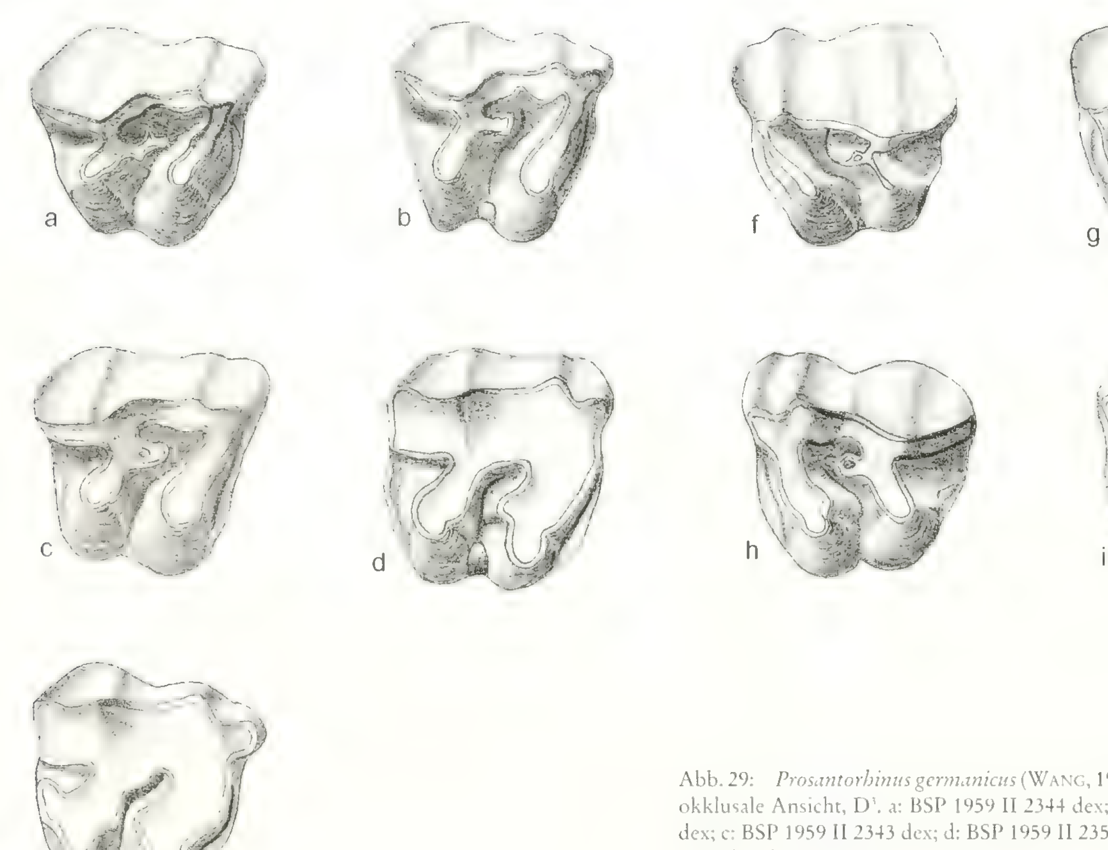
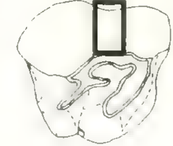
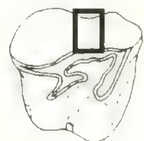


Abb. 29: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D^3. a: BSP 1959 II 2344 dex; b: BSP 1959 II 2346 dex; c: BSP 1959 II 2343 dex; d: BSP 1959 II 2358 dex; e: BSP 1959 II 2364 dex; f: BSP 1959 II 2355 sin; g: BSP 1959 II 2361 sin; h: BSP 1959 II 2347 sin; i: BSP 1959 II 2362 sin.

Merkmals-ausprägung	Schema	D^4 K			D^3 K		
A		4	**18%**	p_o=38% p_u=5%	7	**47%**	p_o=73% p_u=22%
B		18	**78%**	p_o=92% p_u=56%	8	**53%**	p_o=77% p_u=27%
C		1	**4%**	p_o=22% p_u=1%	0	**0%**	p_o=23% p_u=0%
		n=23			n=15		





Tab. 21: Merkmalskomplex: Mesostyl an den oberen laktealen Prämolaren D^3 und D^4 von *Prosantorhinus germanicus.*

A Das Mesostyl fehlt.

B Das Mesostyl ist als flacher, breiter Wulst an der Labialseite ausgebildet.

C Das Mesostyl ist als starker, breiter Wulst an der Labialseite ausgebildet.

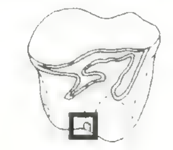
Merkmals-ausprägung	Schema	K	D^4		K	D^3	
A		4	**20%**	p_o=43% p_u=6%	7	**41%**	p_o=67% p_u=18%
B		16	**80%**	p_o=94% p_u=57%	10	**59%**	p_o=82% p_u=32%
		n=20			n=17		

Tab. 22: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den oberen laktealen Prämolaren D^3 und D^4 von *Prosantorhinus germanicus*.

A Ein linguales Cingulum ist nicht ausgebildet.

B Ein linguales Cingulum ist als mehr oder weniger großer Zapfen an der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.





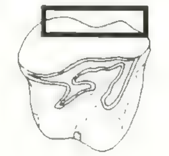
Merkmals-ausprägung	Schema	K	D^4		K	D^3	
A		5	**23%**	p_o=42% p_u=7%	20	**100%**	p_o=100% p_u=82%
B		17	**77%**	p_o=92% p_u=54%	0	**0%**	p_o=17% p_u=0%
		n=22			n=20		

Tab. 23: Merkmalskomplex: labiale Wachstumsrinne an den oberen laktealen Prämolaren D^3 und D^4 von *Prosantorhinus germanicus*.

A Eine Wachstumsrinne ist nicht ausgebildet.

B Eine Wachstumsrinne ist etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.



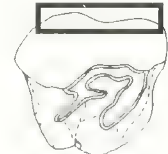


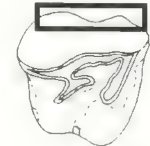
Merkmals-ausprägung	Schema	K	D^4		K	D^3	
A		7	**28%**	p_o=50% p_u=12%	14	**70%**	p_o=87% p_u=46%
B		18	**72%**	p_o=88% p_u=50%	6	**30%**	p_o=54% p_u=12%
		n=25			n=20		

Tab. 24: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den oberen laktealen Prämolaren D^3 und D^4 von *Prosantorhinus germanicus*.

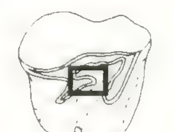
A Ein labiales Cingulum fehlt.

B Ein labiales Cingulum ist als zarter Saum nahe der Schmelzbasis vorhanden.





Merkmals-ausprägung	Schema	D⁴ K			D³ K		
A		4	**17%**	p_o=37% p_u=5%	5	**25%**	p_o=48% p_u=8%
B		14	**58%**	p_o=77% p_u=36%	7	**35%**	p_o=58% p_u=15%
C		1	**4%**	p_o=21% p_u=1%	5	**25%**	p_o=48% p_u=8%
D		0	**0%**	p_o=15% p_u=0%	1	**5%**	p_o=25% p_u=1%
E		1	**4%**	p_o=21% p_u=1%	2	**10%**	p_o=32% p_u=2%
F		4	**17%**	p_o=37% p_u=5%	0	**0%**	p_o=17% p_u=0%
		n=24			n=20		



Tab. 25: Merkmalskomplex: Crochet an den oberen laktealen Prämolaren D³ und D⁴ von *Prosantorhinus germanicus.*



A Das Crochet fehlt.

B Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet.

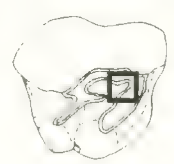
C Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet und es kommt zur Bildung einer kleinen Fossette.

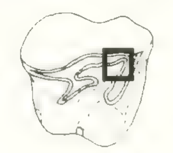
D Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet und es kommt zur Bildung einer kleinen Fossette.

E Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet ohne Fossettenbildung.

F Das Crochet ist mit der Crista als Brükke verschmolzen.

Merkmals-ausprägung	Schema	D⁴ K			D K		
A		3	**25%**	p_o=57% p_u=6%	4	**40%**	p_o=73% p_u=13%
B		9	**75%**	p_o=94% p_u=42%	6	**60%**	p_o=87% p_u=26%
		n=12			n=10		





Tab. 26: Merkmalskomplex: Crista an den oberen laktealen Prämolaren D³ und D⁴ von *Prosantorhinus germanicus.*

A Die Crista ist schwach ausgebildet.

B Die Crista ist stark ausgebildet.

Merkmalsausprägung	Schema	D^3 K			D^4 K		
A		5	20%	p_o=41% p_u=7%	0	0%	p_o=23% p_u=0%
B		11	44%	p_o=65% p_u=23%	1	7%	p_o=31% p_u=0%
C		9	36%	p_o=57% p_u=17%	14	93%	p_o=100% p_u=67%
		n=25			n=15		

Tab. 27: Merkmalskomplex: Metaconusrippe an den oberen laktealen Prämolaren D³ und D⁴ von *Prosantorhinus germanicus.*

A Die Metaconusrippe fehlt.

B Die Metaconusrippe ist als schwacher, schmaler Wulst an der Labialseite ausgebildet.

C Die Metaconusrippe ist als Wulst ausgebildet: nahe der Kaufläche schmal, zur Basis hin breiter werdend.

manchmal auch weit und U-förmig und endet im posterioren Cingulum; der Hypoconus tritt dadurch lingual rundlich geschnürt hervor. Durch die Schnürfurchen am Protoloph tritt auch der Protoconus lingual breit gerundet hervor; das Antecrochet baucht sich in den Medisinus vor. Dieser ist tief, eng und mehrfach geschwungen. Nahe dem Parastyl ist die anteriore Cingulum-Leiste meist durch die Druckusur des Nachbarzahnes stark abgenutzt.

Sekundärelemente: Das Crochet ist bis auf einige wenige Zähne immer vorhanden und ragt meist als schmaler, länglicher Sporn in den Medisinus. Die Ausbildung des Crochets ist recht variabel: meist ist es nur als einfacher Sporn ausgebildet wobei es manchmal zur Bildung einer kleinen internen Crochetfossette kommen kann; nur ein Zahn zeigt einen mehrfachen Crochet-Sporn. Eine Crochetgegenfalte ist nie ausgebildet.

Unterschiede: Der D⁴ ist der größte der drei laktealen Prämolaren im Oberkiefer; der Umriß ist quadratisch bis leicht trapezförmig. Der dritte lakteale Prämolar ist gegenüber dem D⁴ deutlich kleiner, hat aber auch einen quadratischen bis trapezförmigen Umriß. Das Mesostyl fehlt am D⁴ nur selten und ist meist als flacher breiter Wulst besonders nach okklusal hin an der Labialseite erkennbar. Am D³ ist das Mesostyl nur bei der Hälfte der Zähne als flacher breiter Wulst zur Kaufläche hin ausgebildet. Am D³ sind oft Zementreste im Bereich der Parastylfurche und des Mesostyls erkennbar. Auf der ganzen Länge der Labialseite ist am D⁴ etwas oberhalb der Schmelzbasis bei der Mehrheit der Zähne eine mehr oder weniger tiefe und deutliche Wachstumsrinne ausgebildet, die am D³ nie vorhanden ist. Direkt an der Schmelzbasis ist bei den meisten D⁴ ein labiales Cingulum in Form eines zarten Saumes zu erkennen; zur posterioren Seite hin ist er oft etwas kräftiger und kann manchmal auch ganz fehlen. Am P³ fehlt das labiale Cingulum meist und ist nur selten im posterioren Bereich der Externseite als zarter Saum nahe der Schmelzbasis ausgebildet. Die beiden Querjoche Metaloph und Protoloph verlaufen am D⁴ parallel oder divergieren bei einigen Zähnen auch leicht. Am D³ verlaufen die Querjoche parallel und der Protoloph ist nur wenig breiter als der Metaloph.

D⁴: Am etwas breiteren Protoloph sind vordere und hintere Protoconusfurche gleich stark, V-förmig und tief vorhanden; am D³ ist nur die vordere Protoconusfurche meist V-förmig und markant, die hintere schwächer und flacher. Am D⁴ endet der Medisinus im lingualen Cingulum, das bei fast allen Zähnen nur als mehr oder weniger großer Zapfen an der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet ist; selten fehlt es ganz. Am D³ endet der Medisinus etwas oberhalb der Basis an der Stelle, wo sich Hypoconus und Protoconus basal berühren; das Tal zwischen Hypoconus und Protoconus ist am D³ eng und V-förmig, so daß ein linguales Cingulum sehr oft fehlt bzw. meist nur als winziger Zapfen im Ausgang des Medisinus entwickelt ist.

Das anteriore Cingulum ist am D⁴ immer als deutliche mehrfach geschwungene Leiste ausgebildet, die manchmal im Be-

reich der vorderen Hypoconusfurche besonders breit und mit einem markanten Knoten vorhanden sein kann; am D³ kommt eine solche Knotenbildung nicht vor.

Sekundärelemente: Am D⁴ kommen Brückenbildungen zwischen Crochet und Crista manchmal vor, wobei eine kleine Medifossette entsteht. Eine Crista ist oft deutlich als kleiner, in den Medisinus vorragender Sporn ausgebildet, manchmal auch nur schwach erkennbar und kann auch ganz fehlen. Am D³ fehlt die Crista immer, folglich kommt es auch nicht zu Fossetten- und/oder Brückenbildungen.

Morphologische Merkmale und Variabilität am D²
(Abb. 30)

Der vorderste Milchzahn (Abb. 30) ist der kleinste, hat das komplizierteste Kronenmuster, ist nach vorn verschmälert und hat einen trapezförmigen Umriß. Der Ectoloph ist von basal nach okklusal konvex und leicht nach lingual geneigt. In antero-posteriorer Erstreckung ist die Außenwand mehr oder weniger gerade, eine Knickung im Metaconus-Bereich ist deshalb nicht vorhanden.

Das Parastyl ist als deutlicher Wulst von der Schmelzbasis bis zur Kaufläche erkennbar, der Paraconus ist völlig reduziert und nur noch als ganz flache und breite leichte Erhebung erkennbar. Eine Parastylfurche ist deshalb als solche nicht mehr vorhanden; zwischen Parastyl und Paraconus befindet sich nur noch eine flache weite Eindellung, die auf die ehemalige Parastylfurche schließen läßt. Das Mesostyl ist bei allen Zähnen als deutlicher breit-gerundeter Wulst ausgebildet und verläuft in gleichbleibender Stärke von der Schmelzbasis bis zur Kaufläche. Eine Metaconusrippe ist auch immer vorhanden, aber flacher und schmaler. Das Metastyl schließt die hintere Zahnseite als schmaler, aber gleichbleibend starker Wulst ab.

Eine Wachstumsrinne ist an der Außenwand nie ausgebildet, ebenso fehlt ein labiales Cingulum. Die Postfossette ist tief, trichterförmig und länglicher als die der übrigen laktealen Prämolaren. Das posteriore Cingulum ist eine deutliche, mehrfach geschwungene Leiste in der Mitte der posterioren Zahnseite und im Bereich der Postfossette basalwärts eingekerbt. Im postero-lingualen Cingulum-Bereich kann eine Verdickung in Form eines Knotens gebildet werden. Das hintere Cingulum setzt etwas oberhalb der Basis am Hypoconus an und zieht am Metastyl entlang etwas auf die Externseite bis zur Schmelzbasis.

Die Querjoche ganz frischer Zähne konvergieren, bei abgekauten Zähnen liegen sie mehr oder weniger parallel; der Protoloph ist verkürzt und schmal, der Metaloph etwas länger und breiter. Am Protoloph sind keine Protoconusfurchen vorhanden, am Metaloph ist die vordere Hypoconusfurche noch schwach, die hintere als kurze aber deutliche und tiefe Furche erkennbar; letztere endet im posterioren Cingulum. Der Medisinus ist leicht geschwungen, eng und tief und endet im lingualen Cingulum. Dieses ist immer nur als mehr oder weniger langer Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis zwischen Hypoconus und Protoconus ausgebildet.

Ein anteriores Cingulum ist immer als deutliche aber kurze Leiste vorhanden und zieht an der Basis des Parastyls bis zur Kaufläche und weiter leicht gewellt bis zur Hälfte der labiolingualen Erstreckung des Protolophs, um mit diesem dort zu verschmelzen; dabei kommt es zur Bildung einer kleinen, nicht sehr tiefen trichterförmigen Präfossette (nach Heissig 1984).

Die Sekundärelemente sind etwas komplizierter als bei den übrigen laktealen Prämolaren ausgeprägt: Das Crochet ist immer als einfacher, länglich-schmaler Sporn ausgebildet, der in den Medisinus ragt. Direkt an der Anheftungsstelle des Crochets am Metaloph kommt es sehr häufig zur Bildung von 1-2 internen winzigen Crochetfossetten.

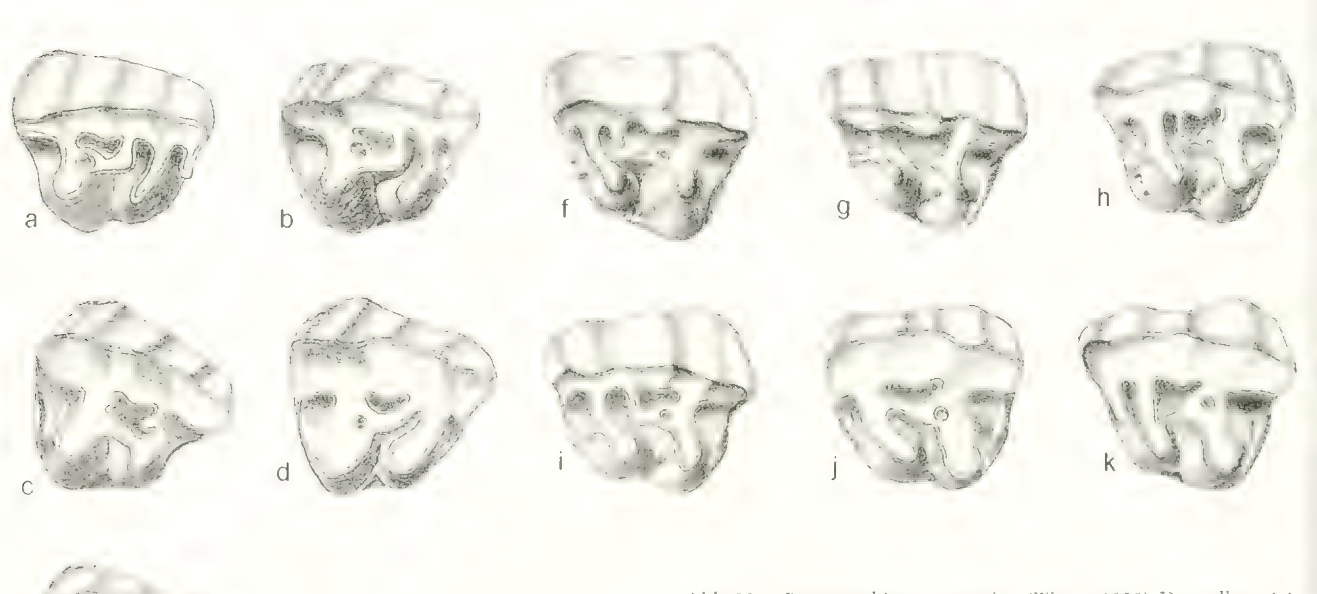


Abb. 30: *Prosantorhinus germanicus* (Wang, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D². a: BSP 1959 II 2288 dex; b: BSP 1959 II 2298 dex; c: BSP 1959 II 2287 dex; d: BSP 1959 II 2296 dex; e: BSP 1959 II 2289 dex; f: BSP 1959 II 2309 sin; g: BSP 1959 II 2314 sin; h: BSP 1959 II 2313 sin; i: BSP 1959 II 3207 sin; j: BSP 1959 II 3194 sin; k: BSP 1959 II 2284 sin.

Bei den meisten Zähnen ist das Crochet mit der Crista zu einer schmalen Brücke verschmolzen. Ist die Crista nicht mit dem Crochet verbunden, so ragt sie als kurzer, ganz schmaler länglicher Sporn in den Medisinus vor. Bei zwei Zähnen ist die verlängerte, weit in den Medisinus ragende Crista mit dem Antecrochet als Brücke verschmolzen und bei zwei weiteren Zähnen an der Stelle, wo sonst eine Crochetgegenfalte ausgebildet sein kann, angewachsen. Eine Crochetgegenfalte ist jedoch bei den oberen D^2 nie vorhanden.

Variabilität der oberen laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*
(Tab. 28-29, Abb. 31-33)

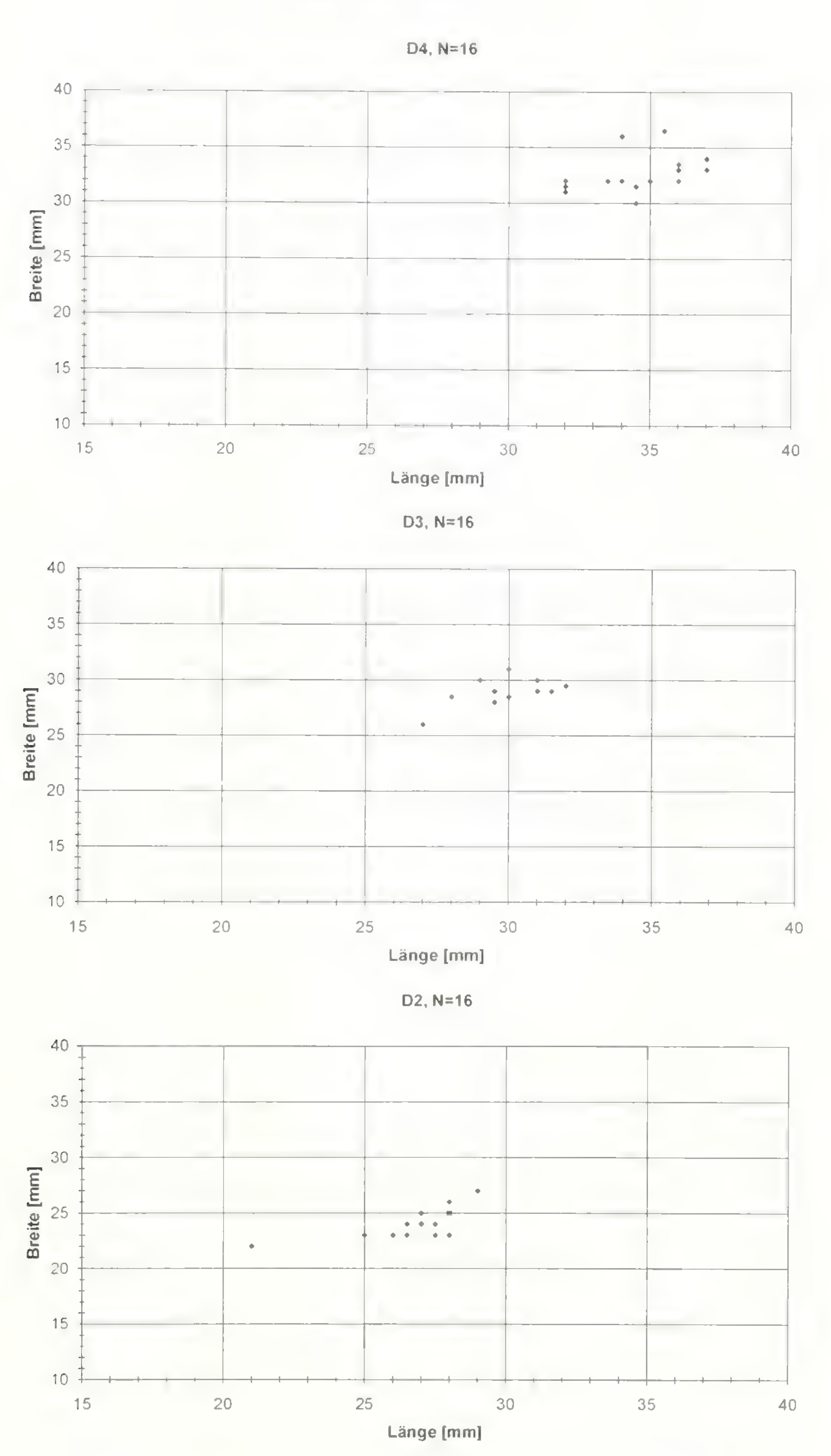


Abb. 31: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*. Die oberen laktealen Prämolaren lassen sich anhand der Längen- und Breitenmaße gut unterscheiden.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	± $s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D^2	17	21,0	29,0	8,0	26,8	1,8	6,9	0,45	1,7
D^3	17	27,0	32,0	5,0	30,1	1,3	4,3	0,31	1,0
D^4	19	32,0	37,0	5,0	34,4	1,8	5,1	0,40	1,2

Tab. 28: Statistische Kenngroßen zur Länge der oberen laktealen Prämolaren (D^2- D^4) von *Prosantorhinus germanicus*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	± $s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D^2	16	22,0	27,0	5,0	24,1	1,3	5,4	0,33	1,4
D^3	16	26,0	31,0	5,0	29,0	1,2	4,0	0,29	1,0
D^4	16	30,0	36,5	6,5	32,7	1,7	5,2	0,43	1,3

Tab. 29: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen laktealen Prämolaren (D^2- D^4) von *Prosantorhinus germanicus*.

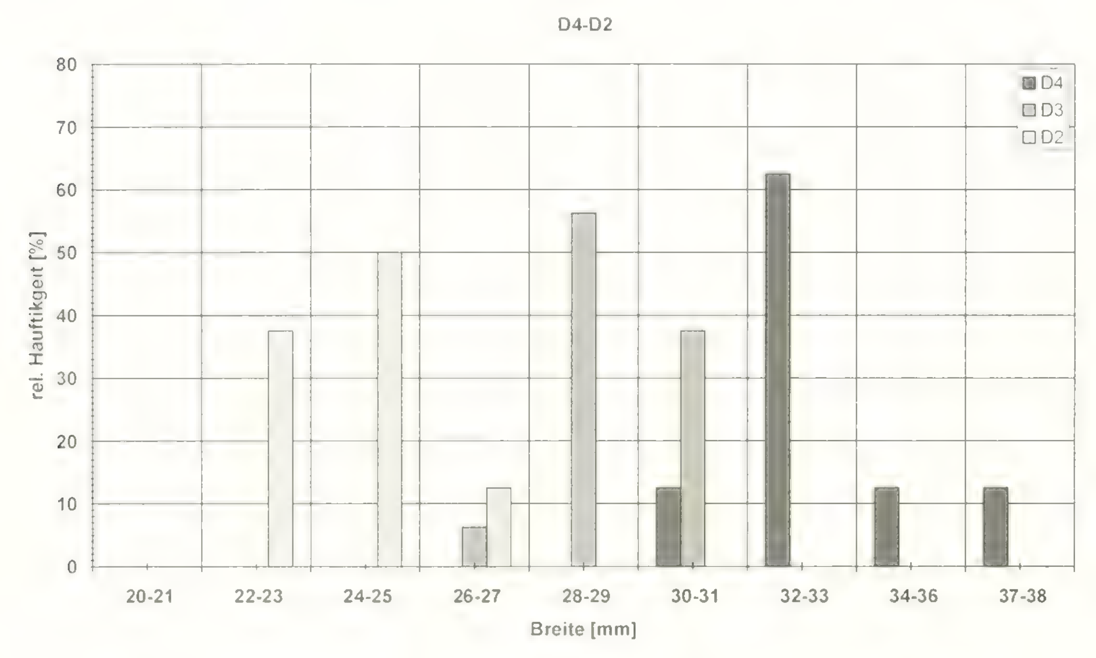


Abb. 32: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*.

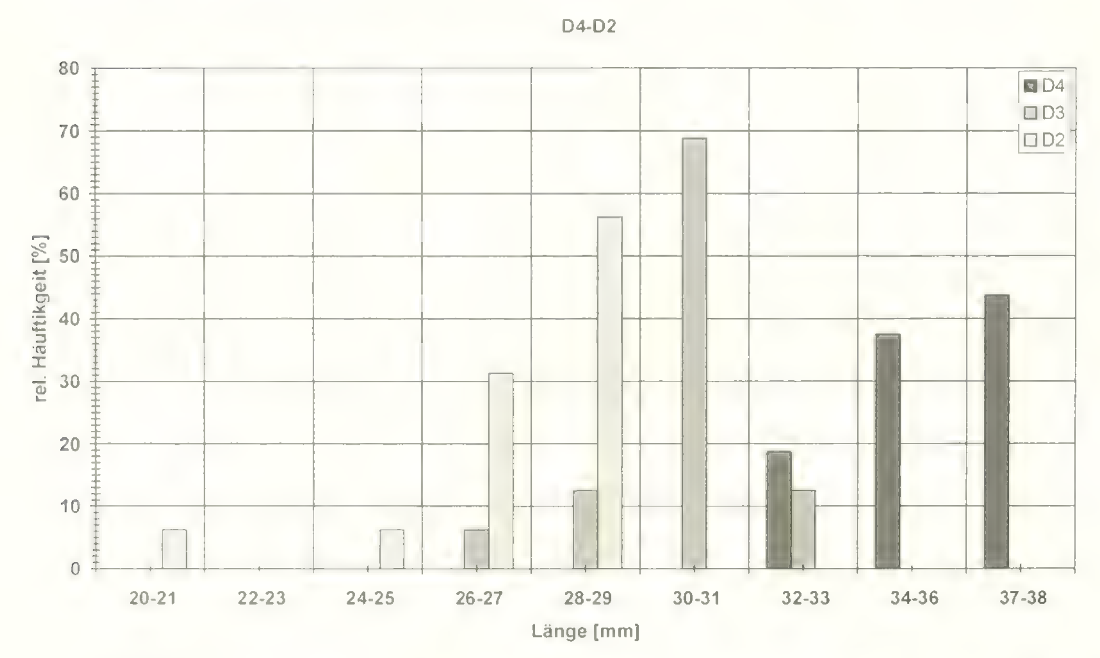


Abb. 33: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*.

3.1.7 Obere Incisiven

Morphologische Beschreibung der weiblichen I^1

Prosantorhinus germanicus zeigt an den oberen Incisiven den stärksten Geschlechtsdimorphismus unter den drei Arten. Die weiblichen I^1 (Taf. 3, Fig. 5-8) erreichen etwa nur die Hälfte der Länge der männlichen; der morphologische Aufbau ist bei beiden Geschlechtern sehr ähnlich. Die immer niedrige Krone kann in antero-posteriorer Ausdehnung recht langgestreckt und schmal sein; es gibt aber auch Zähne, die sich im mittleren bzw. postero-labialen Bereich stark verbreitern. Da die Abnutzung des I^1 durch den unteren I_1 etwas hinter der anterioren Spitze ansetzt, bleibt diese stehen und tritt besonders bei stark abgekauten Zähnen markant hervor.

Die Abkauungsfläche ist labial stärker herausgearbeitet als lingual und zeigt eine zarte, aber deutliche Striation. Oft sind zwei Abkauungsflächen zu erkennen: eine glatt polierte ohne Abkauungsstriemen nahe der anterioren Spitze, die durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme entsteht und eine zweite Abkauungsfläche, die oft durch eine kleine Kante von der ersten getrennt ist und deutliche Abkauungsstriemen zeigt, die durch den I_1 herausgearbeitet werden. Eine aufgesetzte, nach lingual verschobene Längskante verläuft immer leicht geschwungen von anterior nach posterior.

Die Ausbildung der Wurzel ist recht variabel, sie ist jedoch immer kurz. Sie kann terminal spitz oder auch als längliche Kante auslaufen. Auch die Breite ist unterschiedlich: meist ist die Wurzel lingual nur leicht, labial jedoch stärker konvex. Unterhalb der Schmelzbasis im Bereich der anterioren und posterioren Kronenspitze ist die Wurzel mehr oder weniger stark eingeschnürt.

Diese für *Prosantorhinus germanicus* typische Form der oberen I^1 ist nach Heissig (1972: 69) sonst nirgendwo anzutreffen und wird von ihm als späte, eigenständige Spezialisierung dieser Art gedeutet.

Morphologische Beschreibung der männlichen I^1

Die Krone der männlichen I^1 (Taf. 3, Fig. 1-4) ist ebenso niedrig wie bei den Weibchen, jedoch länger und breiter. Die labiale Verbreiterung am hinteren Zahnteil tritt stärker hervor; die aufgesetzte Längskante verläuft ebenfalls über die ganze Krone, ist jedoch nur im vorderen Zahnteil leicht gewellt. Die deutlich konkave, bei ganz stark abgekauten Zähnen sogar plane Abkauungsfläche ist labial stärker herausgearbeitet als lingual. Es können sich bis zu drei Abnutzungsflächen bilden, die durch eine mehr oder weniger deutliche Kante oder auch eben ineinander übergehen.

Im Bereich der anterioren Spitze, die bei den Männchen noch markanter stehenbleibt, da die Abkauung erst dahinter ansetzt, befindet sich eine kleine, glatt polierte Fläche, die ebenfalls durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme entsteht. Dahinter folgt eine zweite Fläche die nur zarte Abkauungsstriemen zeigt und eine dritte, die die ganze hintere Zahnhälfte einnimmt mit meist sehr deutlicher und tiefer Striation. Je nach Abkauungsgrad bleibt auch zunächst im hinteren Zahnteil noch eine Spitze stehen, die schließlich durch die Abkauung auch noch ganz verschwindet. Die Wurzel ist ebenfalls kurz, läuft aber terminal nie spitz, sondern immer als längliche Kante aus. Lingual ist die Wurzel leicht, labial stärker konvex. Unterhalb der Schmelzbasis im Bereich der lingualen und labialen Kronenspitze ist die Wurzel mehr oder weniger stark eingeschnürt.

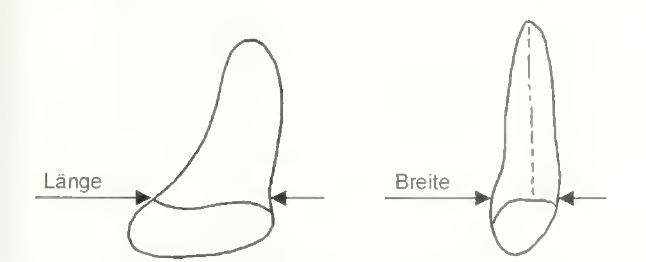


Abb. 34: Definition der Meßstrecken an einem oberen weiblichen I^1 sin von *Prosantorhinus germanicus* (links labiale Ansicht, rechts anteriore Ansicht).

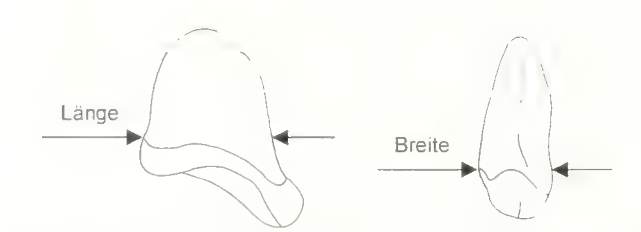


Abb. 35: Definition der Meßstrecken an einem oberen männlichen I^1 dex von *Prosantorhinus germanicus* (links labiale Ansicht, rechts anteriore Ansicht).

BSP 1959 II	3038	3037	408	3039	3576	3577	3044	3045	3042	3046	3048	3047	3049	3051	3081
Lange [mm]	15,5	20	16	15	21	23	18	15	17 5	19	20	16	17	18	25
Breite [mm]	11	13	11	10,5	11	11,5	10,5	10	10	13	12	10,5	11	19,5	13

Tab. 30: Längen- und Breitenmaße der oberen weiblichen I^1 von *Prosantorhinus germanicus.*

BSP 1959 II	3031	3028	3019	3016	3020	3032	3035	3033	3030	3027	3024	3021
Lange [mm]	36	38	36	34	30	33.5	36	37	36	36	29	39
Breite [mm]	17 5	21 5	21	19	16	19	17	21	19	19	18.5	21

Tab. 31: Längen- und Breitenmaße der oberen männlichen I^1 von *Prosantorhinus germanicus.*

3.1.8 Untere Molaren

Materialliste der 143 unteren Molaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

34 M_3 BSP 1959 II 2547, 2549-2552, 2554, 2556, 2557, 2559-2564, 2567-2569, 2571, 2573, 2576, 2578, 2580-2585, 2588-2590, 2592, 2595, 3488, 3492

16 M_3 BSP 1959 II 2548, 2555, 2558, 2565, 2566, 2572, 2574, 2575, 2577, 2579, 2586, 2587, 2591, 2593, 2594, 2597 (fragm.)

34 M_2 BSP 1959 II 2553, 2599-2609, 2611-2613, 2615, 2617-2621, 2623, 2625-2627, 2859, 2860, 2862-2864, 2866-2869

15 M_2 BSP 1959 II 2598, 2614, 2616, 2622, 2624, 2628- 2629, 2631-2634, 2861, 2865, 2870, 2871 (fragm.)

26 M_1 BSP 1959 II 2403, 2406, 2407, 2410-2416, 2418, 2420, 2421, 2423, 2425, 2426, 2432, 2438, 2440, 2442-2447, 2450

18 M_1 BSP 1959 II 2400-2402, 2404, 2405, 2408, 2409, 2417, 2419, 2424, 2427-2429, 2439, 2441, 2448, 2449, 4552 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität am M_3 (Taf. 1, Fig. 1-5)

Der M_3 (Taf. 1, Abb. 1-5) ist der hinterste und längste Molar im Unterkiefer; er erscheint lange nach dem Zahnwechsel als letzter Backenzahn und ist deshalb meist nur gering abgekaut. Das Talonid ist immer länger als das Trigonid, das Hypolophid ist lingual weiter geöffnet bzw. weiter nach hinten gebogen. Die posteriore Zahnwurzel ist etwas nach hinten gespreizt, da kein Zahn im Unterkiefer mehr folgt und somit genügend Platz vorhanden ist. Außen- und Innenschenkel des Metalophids bilden nahezu einen rechten Winkel, Außen- und Innenschenkel des Hypolophids bilden einen stumpfen Winkel. Das Trigonid wirkt dadurch etwas eckiger, das Talonid – besonders postero-labial – breit gerundet. Bei frischen Zähnen ist zu beobachten, daß der Außenschenkel des Hypolophids leicht gerundet, aber steil nach vorn abfällt; gegenüber dem Hypolophid-Innenschenkel ist der Außenschenkel recht kurz. Die Außenfurche ist am M_3 von allen Unterkiefer-Zähnen am weitesten nach vorn geneigt; sie kann sehr variabel ausgebildet sein: V-förmig und tief, U-förmig und weit, basal bis etwa zur Hälfte der Außenwand sehr weit, und im oberen Teil aber V-förmig und tief.

Ein labiales Cingulum fehlt bei fast allen Zähnen, selten kann ein zarter Saum direkt an der Schmelzbasis vorhanden sein. Rund um den ganzen Zahn ist meist immer eine deutliche Horizontalstreifung ausgebildet. Eine Entoconidrinne ist vorwiegend an der Basis bis etwa 1cm oberhalb davon meist als schwache senkrechte Eindellung zu erkennen.

Ein anteriores Cingulum ist immer ausgebildet und zieht meist in Form von zwei mehr oder weniger starken Leisten schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids und etwas schwächer auch an der Basis des Paralophids, leicht gewellt bis zur Zahnmitte. Durch die Druckusur des M_2 ist das anteriore Cingulum jedoch immer mehr oder weniger stark abgenutzt und daher nur noch schwach erkennbar.

Das posteriore Cingulum ist auch immer vorhanden, aber recht variabel ausgebildet: meist als Zapfen direkt an der Schmelzbasis, manchmal als Saum direkt an der Basis mit einem in der Mitte sitzenden Zapfen oder nur als mehr oder weniger starker Saum direkt an der Schmelzbasis. Da der M_3 der letzte Zahn im Unterkiefer ist, ist das posteriore Cingulum immer deutlich als solches erkennbar und nie durch Druckusur abgenutzt.

Bei den meisten Zähnen ist überhaupt kein linguales Cingulum ausgebildet, manchmal verläuft es jedoch vom Paralophid als verlängerter Saum schräg nach basal bis etwas oberhalb der Schmelzbasis, seltener ist es als Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis des Talonids zu erkennen. Eine Rinne in der Talonidgrube ist immer vorhanden und läuft bei den meisten Zähnen lingual in Höhe der Schmelzbasis aus; selten endet sie oberhalb der Schmelzbasis.

Morphologische Merkmale und Variabilität an M_2 und M_1 (Taf. 1, Fig. 6-19)

G e m e i n s a m k e i t e n: Das posteriore Cingulum ist immer als starke Leiste ausgebildet, die postero-labial etwas oberhalb der Basis ansetzt und schräg nach okklusal bis etwa zur Zahnmitte zieht, wo sie sichelförmig ausläuft; postero-lingual fehlt das Cingulum immer. Durch die Druckusur des Nachbarzahnes

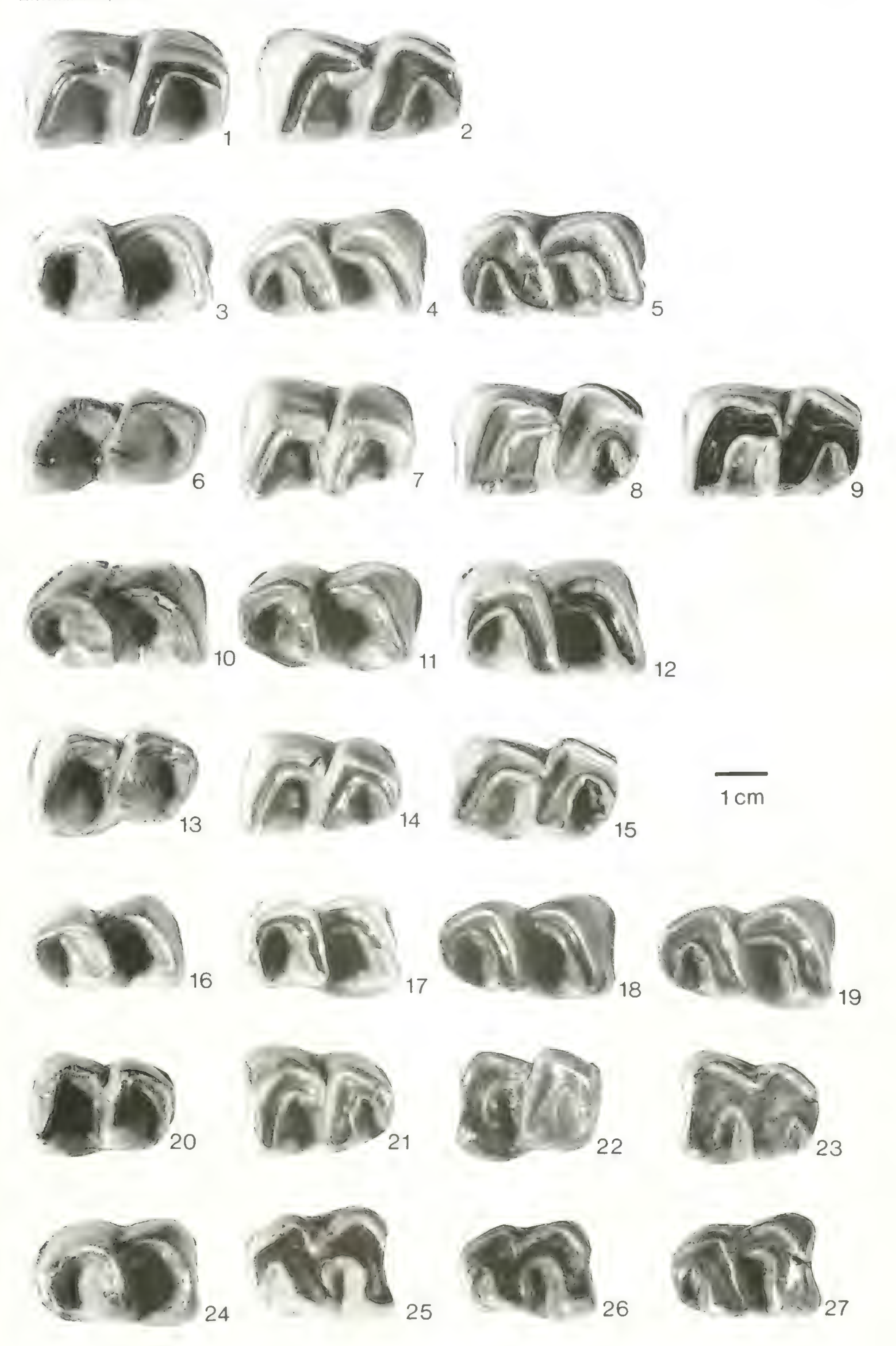
---

Tafel 1

Prosantorhinus germanicus (Wang, 1928)

Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, Externseite zeigt nach oben; soweit möglich werden Abkauungsreihen abgebildet (1-2; 3-5; 6-9; 10-12; 13-15; 16-19; 20-23; 24-27), d.h. verschiedene Abkauungsstadien der jeweiligen Zahnposition vom frischen Zahn (ganz links) bis zum stärker abgekauten Zahn (ganz rechts).

Fig. 1: M_3 sin, BSP 1959 II 2567.
Fig. 2: M_3 sin, BSP 1959 II 2556.
Fig. 3: M_3 dex, BSP 1959 II 2582.
Fig. 4: M_3 dex, BSP 1959 II 2571.
Fig. 5: M_3 dex, BSP 1959 II 2590.
Fig. 6: M_2 sin, BSP 1959 II 2611.
Fig. 7: M_2 sin, BSP 1959 II 2623.
Fig. 8: M_2 sin, BSP 1959 II 2554.
Fig. 9: M_2 sin, BSP 1959 II 2627.
Fig. 10: M_2 dex, BSP 1959 II 2868.
Fig. 11: M_2 dex, BSP 1959 II 2864.
Fig. 12: M_2 dex, BSP 1959 II 2869.
Fig. 13: M_1 sin, BSP 1959 II 2415.
Fig. 14: M_1 sin, BSP 1959 II 2413.
Fig. 15: M_1 sin, BSP 1959 II 4510.
Fig. 16: M_1 dex, BSP 1959 II 2432.
Fig. 17: M_1 dex, BSP 1959 II 2431.
Fig. 18: M_1 dex, BSP 1959 II 2445.
Fig. 19: M_1 dex, BSP 1959 II 2430.
Fig. 20: P_4 sin, BSP 1959 II 3428.
Fig. 21: P_4 sin, BSP 1959 II 2842.
Fig. 22: P_4 sin, BSP 1959 II 2858.
Fig. 23: P_4 sin, BSP 1959 II 2841.
Fig. 24: P_4 dex, BSP 1959 II 2830.
Fig. 25: P_4 dex, BSP 1959 II 3473.
Fig. 26: P_4 dex, BSP 1959 II 2826.
Fig. 27: P_4 dex, BSP 1959 II 2835.



PETER, K.: Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

ist jedoch das posteriore Cingulum meist stark abgenutzt. Das labiale Cingulum fehlt meist, gelegentlich kann es an oder etwas oberhalb der Schmelzbasis als zarter Saum vorhanden sein.

Talonid und Trigonid sind wie bei M_3 ausgebildet und das Hypolophid ebenfalls lingual weiter geöffnet bzw. nach hinten gestreckt. Bei frischen Zähnen ist das Talonid stets niedriger als das Trigonid. Eine Entoconidrinne ist immer zu erkennen: entweder als schwache senkrechte Eindellung direkt an der Schmelzbasis bis etwa zur Zahnmitte oder als kurze flache Rinne nur in der Mitte des Entoconids.

Die Außenfurche ist noch deutlich, aber nicht mehr so stark wie bei M_3 nach vorn geneigt. Sie ist unterschiedlich ausgebildet: bei den meisten Zähnen ist sie von der Schmelzbasis bis zur Kaufläche als V-förmige und tiefe Rinne zu erkennen, bei manchen Zähnen ist sie basal weit und U-förmig und erst nach okklusal hin tief und V-förmig ausgebildet. Bei frischen Zähnen fällt der Außenschenkel des Hypolophids leicht abgerundet, aber steil nach vorn ab. Rund um M_2 und M_1 ist eine deutliche Horizontalstreifung erkennbar.

Unterschiede: Der zweite untere Molar (Taf. 1, Fig. 6-12) ist nur wenig kürzer und schmaler als der M_3, unterscheidet sich aber deutlich von diesem durch die Ausbildung des posterioren Cingulums. Der M_1 (Taf. 1, Fig. 13-19) ist etwas kürzer, schmaler und niedriger als die übrigen. Er erscheint als erster Molar vor dem Zahnwechsel und ist deshalb immer am stärksten von allen Molaren abgekaut. Da isolierte M_1 und M_2 durch ihre Uniformität schwer zu unterscheiden sind, erfolgte die Bestimmung der Zahnpositionen anhand von Unterkiefer-Zahnreihen.

Ein anteriores Cingulum ist am M_2 immer als deutlicher Saum vorhanden, der meist nur schräg etwas oberhalb der Basis des Paraconids, manchmal auch etwas oberhalb der Basis des Paralophids zur Kaufläche zieht, wo dann auf halber Höhe des Zahnes beide Cingulum-Leisten als halbmondförmiger Saum zusammenlaufen. Auch das anteriore Cingulum ist durch die Druckusur des vorangehenden Zahnes meist stark abgenutzt. Ein anteriores Cingulum ist auch am M_1 in Form von zwei Leisten vorhanden, die jedoch im Gegensatz zum M_2 etwas höher über der Schmelzbasis des Paraconids und Paralophids ansetzen und sichelförmig auf halber Höhe der anterioren Zahnseite auslaufen.

Bei 50% der M_2 ist ein linguales Cingulum nicht vorhanden; manchmal ist es jedoch auch als Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis des Trigonids oder gelegentlich als kleiner Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis an der Talonidgrube ausgebildet. Bei fast allen M_1 fehlt ein linguales Cingulum; selten ist es als kleiner Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis an der Talonidgrube ausgebildet und nur bei zwei Zähnen ist es als Saum etwas über der Schmelzbasis des Trigonids zu erkennen.

Die Trigonidgrube am M_2 ist eng und hat steile Innenwände, die Talonidgrube ist weit; die Rinne in der Talonidgrube kann ebenso häufig in der Höhe der Schmelzbasis wie auch oberhalb davon enden. Am M_1 liegt die Trigonidgrube etwas höher und ist enger, die Talonidgrube ist ebenfalls enger und etwas kleiner als bei M_2; die Rinne in der Talonidgrube endet am M_1 – bis auf wenige Ausnahmen – oberhalb der Schmelzbasis.

	M_3	M_2	M_1
Zahnwechsel	erscheint lange nach dem Zahnwechsel, ist deshalb meist nur gering abgekaut	erscheint unmittelbar nach dem Zahnwechsel; ist meist im Trigonid-Bereich stärker abgekaut	erscheint als erster Molar vor dem Zahnwechsel, ist deshalb am stärksten von allen Molaren abgekaut
Außenfurche	von allen Molaren am weitesten nach vorn geneigt	ist noch deutlich erkennbar, aber nicht mehr so stark wie bei M_3 nach vorn geneigt	
posteriores Cingulum	meist als Zapfen oder auch als Saum direkt an der Schmelzbasis ausgebildet und nie durch Druckusur abgenutzt	immer als starke Leiste ausgebildet, die postero-labial etwas oberhalb der Basis ansetzt und schräg nach okklusal bis etwa auf halbe Höhe des Zahnes zieht, wo sie sichelformig auslauft	
anteriores Cingulum	immer als deutlicher Saum vorhanden, der meist nur schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids, manchmal auch etwas oberhalb der Basis des Paralophids zur Kaufläche zieht, wo dann auf halber Höhe des Zahnes beide Cingulumleisten als halbmondformiger Saum zusammenlaufen		als deutliche Leiste erkennbar, die - im Gegensatz zu M_3 und M_2 - etwas höher über der Schmelzbasis des Paraconids ansetzt und sichelformig auf halber Höhe der anterioren Zahnseite ausläuft; antero-lingual fehlt es meist
Trigonidgrube	ist eng mit steilen Innenwänden		liegt hoher und ist noch enger als bei den übrigen Molaren
Wurzel	die posteriore Zahnwurzel ist etwas nach hinten gespreizt, da kein Zahn im Kiefer mehr folgt	anteriore und posteriore Zahnwurzel sitzen senkrecht im Kiefer	

Tab. 32: Morphologische Unterscheidungskriterien und Gemeinsamkeiten der unteren Molaren von *Prosantorhinus germanicus*.

Variabilität morphologischer Merkmale der unteren Molaren (M_1-M_3) von *Prosantorhinus germanicus* (Tab. 33-38, Abb. 36-38)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ **[mm]**	± s **[mm]**	V [%]	± $s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M_1	31	29,0	37,0	8,0	32,5	1,9	5,9	0.34	1 1
M_2	39	23,0	39,0	16,0	34,1	3,0	8,7	0.48	1 4
M_3	34	35,0	41,0	6,0	38,0	1,6	4,2	0.27	0.7

Tab. 33: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren Molaren (M_1-M_3) von *Prosantorhinus germanicus*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ **[mm]**	± s **[mm]**	V [%]	± $s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M_1	42	20,0	28,0	8,0	22,2	1,3	5,9	0,20	0,9
M_2	45	20,0	25,0	5,0	22,2	1,4	6,1	0,20	0,9
M_3	45	20,0	24,0	4,0	22,4	1,0	4,4	0,15	0,7

Tab. 34: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren Molaren (M_1-M_3) von *Prosantorhinus germanicus*.

Merkmals-ausprägung	Schema	M_3 K		M_2 K		M_1 K	
A		19	p =67% **50%** p =33%	17	p =48% **35%** p =22%	12	p =44% **29%** p =16%
B		19	p =67% **50%** p =33%	32	p =78% **65%** p =50%	30	p =82% **71%** p =55%
		n=38		n=49		n=42	

Tab. 35: Merkmalskomplex: labiale Furche an den unteren Molaren (M_1-M_3) von *Prosantorhinus germanicus*.



A Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist U-förmig und flach ausgebildet.



B Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist V-förmig und tief ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	M K		M K		M_1 K	
A		28	p =78% **65%** p =48%	22	p =67% **51%** p =35%	34	p =92% **83%** p =67%
B		11	p =41% **26%** p =13%	14	p =47% **33%** p =18%	5	p =26% **12%** p =4%
C		4	p =23% **9%** p =3%	7	p =31% **16%** p =7%	2	p =16% **5%** p =1%
		n=43		n=43		n=41	

Tab. 36: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den unteren Molaren (M_1-M_3) von *Prosantorhinus germanicus*.

A Das linguale Cingulum fehlt.

B Das linguale Cingulum ist als kleiner Riegel etwas unterhalb der Basis der Talonidgrube ausgebildet.

C Das linguale Cingulum ist als Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis des Trigonids ausgebildet und reicht bis zur Zahnmitte.

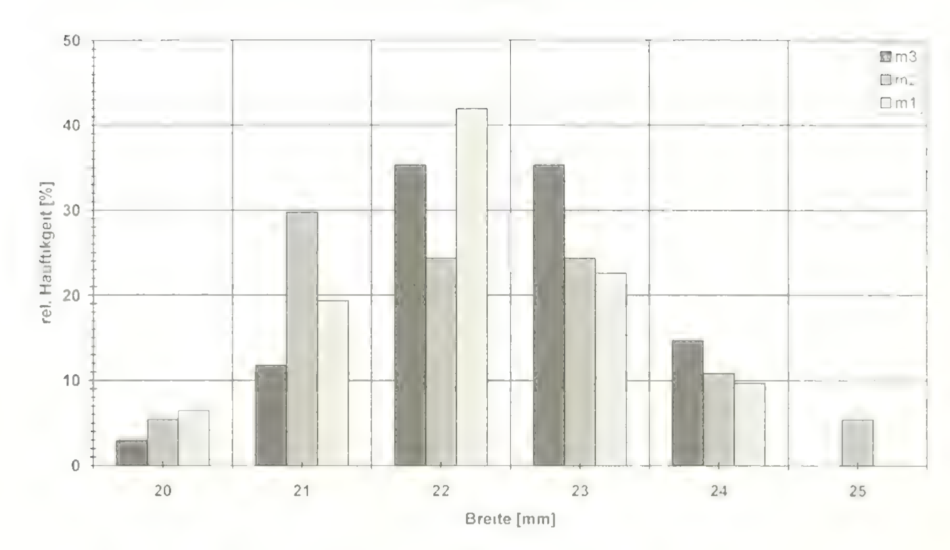


Abb. 36: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren Molaren von *Prosantorhinus germanicus*.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M_3	K	M_2	K	M_1
A		41	p_o=98% **93%** p_u=82%	38	p_o=85% **76%** p_u=62%	24	p_o=75% **60%** p_u=43%
B		3	p_o=18% **7%** p_u=2%	11	p_o=37% **22%** p_u=12%	15	p_o=53% **37,5%** p_u=23%
C		0	p_o=8% **0%** p_u=0%	1	p_o=11% **2%** p_u=0%	1	p_o=13% **2,5%** p_u=0%
		n=44		n=50		n=40	

Tab. 37: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren Molaren (M_1-M_3) von *Prosantorhinus germanicus*.

A Das labiale Cingulum fehlt.

B Das labiale Cingulum ist als zarter Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.

C Das labiale Cingulum ist als starker Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M_3	K	M_2	K	M_1
A		3	p_o=20% **7%** p_u=2%	17	p_o=62% **46%** p_u=27%	31	p_o=98% **91%** p_u=76%
B		39	p_o=98% **93%** p_u=78%	20	p_o=71% **54%** p_u=36%	3	p_o=23% **9%** p_u=2 %
		n=42		n=37		n=34	



Tab. 38: Merkmalskomplex: Rinne in der Talonidgrube an den unteren Molaren (M_1-M_3) von *Prosantorhinus germanicus*.

A Die Rinne in der Talonidgrube endet oberhalb der Schmelzbasis.

B Die Rinne in der Talonidgrube läuft lingual in Höhe der Schmelzbasis aus.

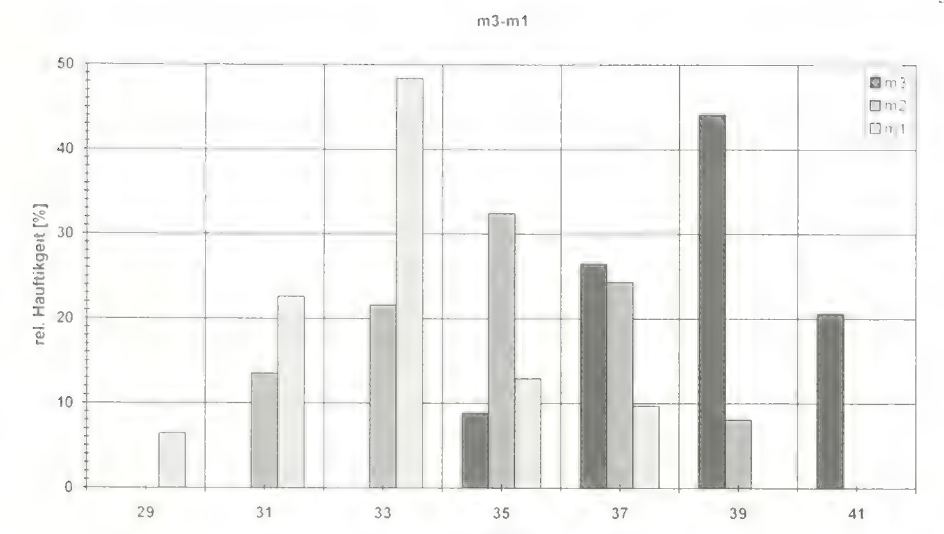


Abb. 37: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren Molaren von *Prosantorhinus germanicus*.

m3, N=34

Breite [mm]

Länge [mm]

m2, N=37

Breite [mm]

Länge [mm]

m1, N=31

Breite [mm]

Länge [mm]

Abb. 38: Streudiagramme zur Länge und Breite der unteren Molaren von *Prosantorhinus germanicus*. Die unteren Molaren sind anhand der Breitenmaße nicht unterscheidbar, sie differieren auch in den Längenwerten nur geringfügig: d.h. nur der M_1 ist eindeutig von den übrigen Molaren zu trennen; der M_2 streut am weitesten in den Längenwerten.

3.1.9 Untere Prämolaren

Materialliste der 105 unteren Prämolaren (Anzahl, Zahnpositiom, Slg.-Nr.):

23 P_4 BSP 1959 II 2826, 2828-2830, 2832, 2834, 2835, 2837, 2839-2843, 2845, 2848, 2851, 2852, 2854, 2855, 2858, 2859, 3428, 3473
14 P_4 BSP 1959 II 2827, 2831, 2833, 2836, 2838, 2844, 2846, 2847, 2849, 2850, 2853, 2856, 2857, 4506 (fragm.)
19 P_3 BSP 1959 II 2799, 2803, 2804-2806, 2809-2811, 2812, 2815-2819, 2821-2824, 4498
10 P_3 BSP 1959 II 2798, 2800, 2801, 2802, 2808, 2813, 2814, 2820, 2825, 4501 (fragm.)
22 P_2 BSP 1959 II 2765, 2767, 2768, 2771, 2772-2782, 2784, 2787, 2788, 2790-2792
14 P_2 BSP 1959 II 2766, 2769, 2783, 2785, 2786, 2789, 2793-2797, 3364, 3368, 4489 (fragm.)
3 P_1 BSP 1959 II 3107, 3108, 4500

Morphologische Merkmale und Variabilität am P_4

Der letzte Prämolar (Taf. 1, Fig. 20-27) ist deutlich kürzer als der M_1; Talonid und Trigonid sind – im Gegensatz zu den Molaren – gleich lang. Außen- und Innenschenkel des Metalophids sind spitzwinklig gegeneinander geknickt. Der Außenschenkel des Hypolophids ist sehr kurz und bildet mit dem Hypolophid-Innenschenkel nahezu einen rechten Winkel. Bei frischen Zähnen fällt der Außenschenkel des Hypolophids nicht wie bei den Molaren steil und gerundet nach vorn ab, sondern ist horizontal am Metalophid-Innenschenkel angeheftet.

Das posteriore Cingulum ist immer als deutliche Leiste ausgebildet, die postero-labial etwas oberhalb der Basis ansetzt und schräg nach okklusal zieht, wo sie etwa in der Zahnmitte sichelförmig ausläuft; postero-lingual fehlt das Cingulum immer. Durch die Druckusur des nachfolgenden M_1 ist das posteriore Cingulum ebenso wie der Zahnschmelz am hinteren Teil des Hypolophid-Innenschenkels meist stark abgenutzt und nur bei frischen Zähnen erkennbar.

Ein anteriores Cingulum ist ebenfalls immer in Form von zwei markanten Säumen vorhanden, die schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids und Paralophids Richtung Kaufläche ziehen, wobei etwa in der Mitte der anterioren Zahnseite beide Cingulumsäume halbmondförmig zusammenlaufen. Auch das anteriore Cingulum und der Zahnschmelz am Paralophid sind durch Druckusur des vorangehenden P_3 stark abgenutzt.

Ein linguales Cingulum fehlt bei den meisten P_4; selten ist es als zarter Saum an der Schmelzbasis oder im Trigonidbereich erkennbar. Labial ist ebenfalls fast nie ein Cingulum vorhanden; manchmal ist nur ein zarter Saum an der Schmelzbasis ausgebildet und noch seltener tritt ein kleiner Riegel im Bereich der Außenfurche etwas oberhalb der Basis auf.

Die labiale Furche ist noch schwächer nach vorn geneigt als bei M_1; sie ist von allen Prämolaren und Molaren am variabelsten ausgebildet: Bei der Mehrzahl der Zähne ist sie V-förmig, aber nicht so tief wie bei den Molaren; des Weiteren gibt es viele Zähne mit gleichmäßig weiter und U-förmiger Außenfurche, aber auch P_4, bei denen basal keine Furche erkennbar ist, okklusal jedoch ein weites, U-förmiges Tal. Der Hypolophid-Innenschenkel ist lingual weiter nach vorne gebogen, so daß die Talonidgrube enger ausgebildet ist. Die Rinne in der Talonidgrube endet bei allen Zähnen weit oberhalb der Schmelzbasis. Eine Entoconidrinne fehlt fast immer, nur selten ist sie als ganz schwache senkrechte Eindellung – vorwiegend im mittleren Zahnteil – noch erkennbar. Die Trigonidgrube ist schmaler und enger als bei den Molaren mit steil abfallenden Wänden. Rund um den ganzen Zahn ist eine deutliche Horizontalstreifung erkennbar.

Morphologische Merkmale und Variabilität am P_3

Der P_3 (Taf. 2, Fig. 1-7) ist wesentlich kürzer als der P_4 und im vorderen Teil deutlich verschmälert. Das Paralophid bildet nur noch einen kurzen Haken, so daß die Vorderseite des Zah-

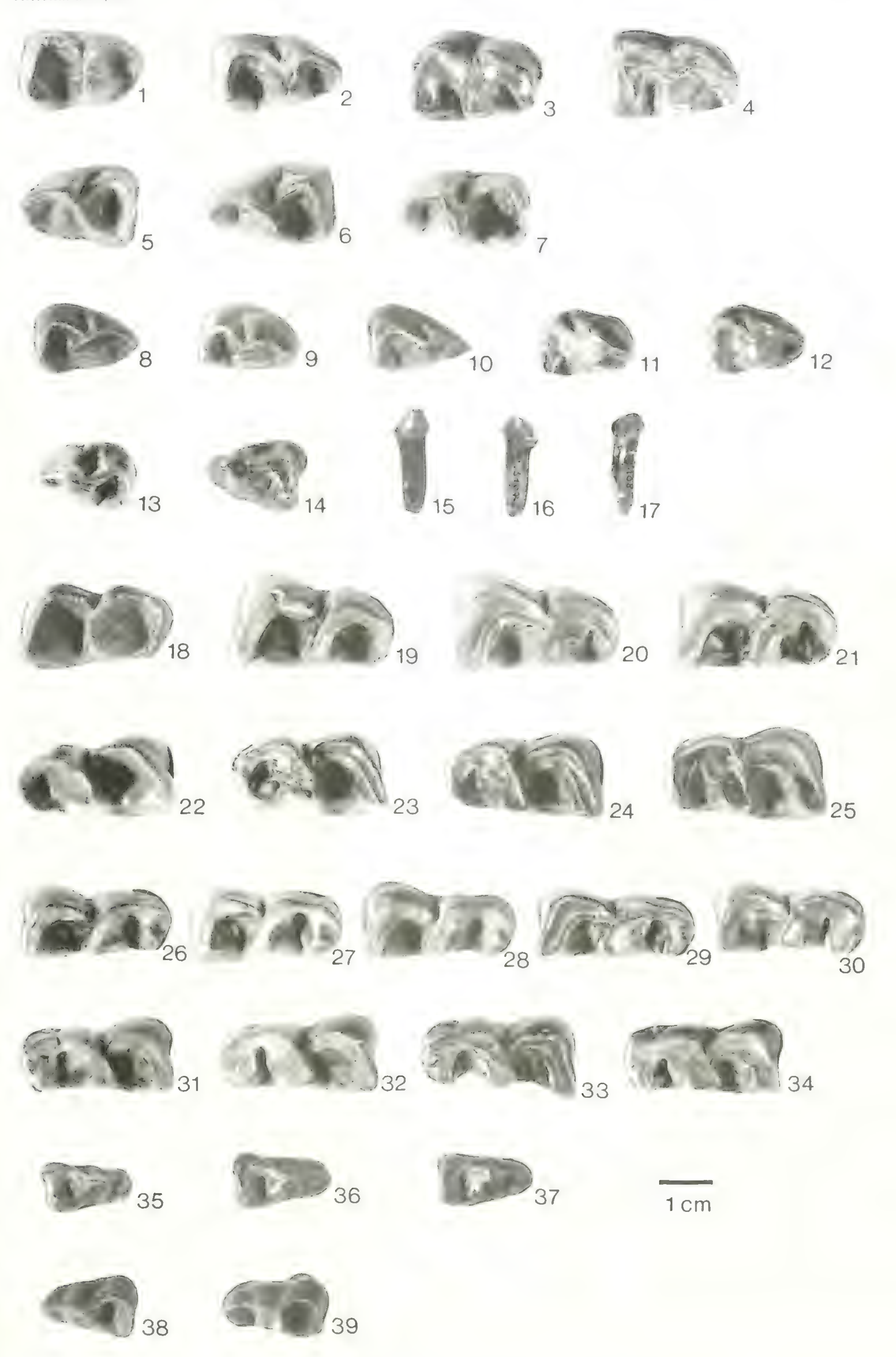
---

Tafel 2

Prosantorhinus germanicus (WANG, 1928)

Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, Externseite zeigt nach oben; soweit möglich werden Abkauungsreihen gezeigt (1-4; 5-7; 8-12; 13-14; 18-21; 22-25; 26-30; 31-34; 35-37; 38-39), d. h. verschiedene Abkauungsstadien der jeweiligen Zahnposition vom frischen Zahn (ganz links) bis zum starker abgekauten Zahn (ganz rechts).

Fig. 1: P_3 sin, BSP 1959 II 2822.
Fig. 2: P_3 sin, BSP 1959 II 2821.
Fig. 3: P_3 sin, BSP 1959 II 2816.
Fig. 4: P_3 sin, BSP 1959 II 4498.
Fig. 5: P_3 dex, BSP 1959 II 2805.
Fig. 6: P_3 dex, BSP 1959 II 2800.
Fig. 7: P_3 dex, BSP 1959 II 2801.
Fig. 8: P_2 sin, BSP 1959 II 2795.
Fig. 9: P_2 sin, BSP 1959 II 2785.
Fig. 10: P_2 sin, BSP 1959 II 2765.
Fig. 11: P_2 sin, BSP 1959 II 304.
Fig. 12: P_2 sin, BSP 1959 II 2767.
Fig. 13: P_2 dex, BSP 1959 II 2781.
Fig. 14: P_2 dex, BSP 1959 II 2773.
Fig. 15: P_1 sin, BSP 1959 II 4500 (linguale Ansicht).
Fig. 16: P_1 dex, BSP 1959 II 3107 (linguale Ansicht).
Fig. 17: P_1 dex, BSP 1959 II 3108 (labiale Ansicht).
Fig. 18: D_4 sin, BSP 1959 II 297.
Fig. 19: D_4 sin, BSP 1959 II 2478.
Fig. 20: D_4 sin, BSP 1959 II 2488.
Fig. 21: D_4 sin, BSP 1959 II 2492.
Fig. 22: D_4 dex, BSP 1959 II 2490.
Fig. 23: D_4 dex, BSP 1959 II 3166.
Fig. 24: D_4 dex, BSP 1959 II 4529.
Fig. 25: D_4 dex, BSP 1959 II 2493.
Fig. 26: D_3 sin, BSP 1959 II 2470.
Fig. 27: D_3 sin, BSP 1959 II 4539.
Fig. 28: D_3 sin, BSP 1959 II 2454.
Fig. 29: D_3 sin, BSP 1959 II 2463.
Fig. 30: D_3 sin, BSP 1959 II 2466.
Fig. 31: D_3 dex, BSP 1959 II 2453.
Fig. 32: D_3 dex, BSP 1959 II 2460.
Fig. 33: D_3 dex, BSP 1959 II 2462.
Fig. 34: D_3 dex, BSP 1959 II 2456.
Fig. 35: D_2 sin, BSP 1959 II 2757.
Fig. 36: D_2 sin, BSP 1959 II 2758.
Fig. 37: D_2 sin, BSP 1959 II 2764.
Fig. 38: D_2 dex, BSP 1959 II 2496.
Fig. 39: D_2 dex, BSP 1959 II 2755.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
1 cm
38
39

nes dreieckig zugerundet ist. Innen- und Außenschenkel des Hypolophids bilden meist einen spitzen, selten einen rechten Winkel; Innen- und Außenschenkel des Metalophids bilden einen stumpfen Winkel. Wie bei P_4 ist der Außenschenkel des Hypolophids horizontal am Metalophid-Innenschenkel angeheftet. Das Trigonid ist immer länger als das Talonid ausgebildet und bei frischen Zähnen deutlich höher.

Ein anteriores Cingulum ist immer in Form von zwei zarten Säumen erkennbar, die etwas oberhalb der Basis des Paraconids und Paralophids schräg Richtung Kaufläche ziehen; in der Mitte des Zahnes laufen beide Säume halbmondförmig zusammen. Das anteriore Cingulum ist ebenfalls durch Druckusur des P_2 abgenutzt, jedoch nicht so stark wie bei den folgenden Zähnen und nur im oberen Zahnteil nahe der Kaufläche. Ein posteriores Cingulum ist ebenfalls immer als deutliche Leiste ausgebildet, die postero-labial etwas oberhalb der Basis ansetzt und schräg bis zur Zahnmitte zieht, wo sie sichelförmig ausläuft. Die Abnutzung des posterioren Cingulums durch Druckusur ist nur bei stark abgekauten Zähnen markant. Ein linguales Cingulum fehlt ebenso wie ein labiales.

Die Außenfurche steht bei den meisten Zähnen senkrecht oder ist gelegentlich leicht nach vorn geneigt; sie ist – wie bei P_4 – sehr variabel gestaltet: meist weit, U-förmig und flach, manchmal auch V-förmig und tief. Meist ist es jedoch eine Kombination: basal ist keine Furche erkennbar, in der Zahnmitte befindet sich eine weite, U-förmige Eindellung, die okklusal spitz und V-förmig ausläuft. Die Trigonidgrube ist weiter geöffnet als bei P_4 mit steil abfallenden Wänden, die Talonidgrube breit mit einer kurzen Talonidrinne, die immer weit oberhalb der Schmelzbasis endet. Eine Entoconidrinne ist nie ausgebildet, jedoch eine kleine, aber deutliche Protoconidfalte, die wulstartig in die Trigonidgrube vorspringt. Die Horizontalstreifung um den ganzen Zahn ist sehr deutlich.

Variabilität morphologischer Merkmale der unteren Prämolaren (P_4, P_3) von *Prosantorhinus germanicus* (Tab. 39-41)

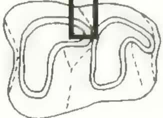
Merkmals-ausprägung	Schema	K	P_4	K	P_3
A		20	p_o=81% **64,5%** p_u=44%	26	p_o=100% **100%** p_u=86%
B		11	p_o=53% **35,5%** p_u=17%	0	p_o=14% **0%** p_u=0%
		n=31		n=26	

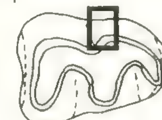
Tab. 39: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren Prämolaren (P_3-P_4) von *Prosantorhinus germanicus*.

A Das labiale Cingulum fehlt.

B Das labiale Cingulum ist als zarter Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	P_4	K	P_3
A		15	p_o=73% **56%** p_u=34%	11	p_o=77% **58%** p_u=32%
B		12	p_o=65% **44%** p_u=26%	8	p_o=67% **42%** p_u=21%
		n=27		n=19	





Tab. 40: Merkmalskomplex: labiale Furche an den unteren Prämolaren (P_3-P_4) von *Prosantorhinus germanicus*.

A Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist U-förmig und flach ausgebildet.

B Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist V-förmig und tief ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	P_3 K		P_4 K	
A		28	85% (p_o = 93%, p_u = 63%)	24	100% (p_o=100%, p_u=86%)
B		3	9% (p_o = 27%, p_u = 2%)	0	0% (p_o = 14%, p_u = 0%)
C		2	6% (p_o = 22%, p_u = 2%)	0	0% (p_o = 14%, p_u = 0%)
		n=33		n=24	

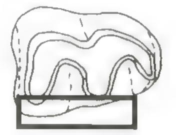
Tab. 41: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den unteren Prämolaren (P_3-P_4) von *Prosantorhinus germanicus.*

A Das linguale Cingulum fehlt.

B Das linguale Cingulum ist als zarter Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.

C Das linguale Cingulum ist als starker Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.





Morphologische Merkmale und Variabilität am P_2

Der zweite untere Prämolar (Taf. 2, Fig. 8-14) zeigt vorn deutliche Reduktionserscheinungen: fast immer ist kein Paralophid mehr vorhanden, nur ganz selten ist es noch als kurzes Häkchen erkennbar. Bei völligem Fehlen des Paralophids ist das Paraconid zur Kante reduziert. Der Zahn hat den Umriß eines gleichschenkeligen Dreiecks und kann hinten stärker verbreitert sein.

Der Außenschenkel des Metalophids verläuft parallel zur Längserstreckung des Kiefers, der sehr kurze Metalophid-Innenschenkel ist stark schräg gestellt, d. h. er ist weit nach hinten gebogen, so daß ein stumpfer Winkel entsteht. Bei einigen Zähnen geht diese Biegung so weit, daß der Metalophid-Innenschenkel mit dem Entoconid verschmilzt und die Talonidgrube dadurch ganz geschlossen wird. Die Trigonidgrube ist als solche nicht mehr ausgebildet; es handelt sich eher um eine flache, kaum eingesenkte Rinne im vorderen Zahnteil. Hypolophid-Außen- und Innenschenkel sind etwa gleich lang und bilden einen rechten Winkel. Die Talonidgrube ist eng mit steil abfallenden Wänden; eine Talonidrinne fehlt ebenso wie eine Entoconidrinne. Ein anteriores Cingulum ist in Form von zwei schwachen, sichelförmigen Säumen erkennbar, die schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids und Paralophids, Richtung Kaufläche ziehen.

Das posteriore Cingulum ist immer ausgebildet und zieht als zarter, aber deutlicher Saum meist nur schräg von posterolabial, gelegentlich auch von postero-lingual bis zur Zahnmitte, wo beide Säume sichelartig zusammenlaufen. Durch Druckusur kann das posteriore Cingulum völlig abgenutzt sein. Auf der Innen- und Außenseite ist nie ein Cingulum ausgebildet, ebenso fehlt eine Protoconidfalte. Bei frischen Zähnen bildet der Metalophid-Innenschenkel den höchsten Punkt der Krone und im Gegensatz zu den Molaren und hinteren Prämolaren steigt der Hypolophid-Außenschenkel bis zu seiner Anheftungsstelle am Metalophid-Innenschenkel bis zur Protoconid-Spitze an. Das Trigonid ist stets länger als das Talonid; die Außenfurche ist schräg nach vorn geneigt, basal als Furche nicht erkennbar, sondern nur okklusal V-förmig und tief. Wie bei den übrigen Zähnen ist rund um den P_2 eine deutliche Horizontalstreifung erkennbar.

Variabilität der unteren Prämolaren P_4, P_3 und P_2 von *Prosantorhinus germanicus*
(Tab. 42-43, Abb. 39-41)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P_2	27	13 0	20,0	7,0	18,5	1,8	9,7	0 35	1 9
P_3	20	21 0	26,0	5,0	23,6	1,2	5,1	0,27	1 1
P_4	24	24 0	34,0	10,0	29,1	1,7	5,9	0 35	1 2

Tab. 42: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren Prämolaren (P_2-P_4) von *Prosantorhinus germanicus.*

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	s [mm]	V [%]	$s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P_2	28	12.0	16.0	4.0	14.0	0.9	6.2	0.16	1,2
P_3	24	16.0	19.5	3.5	18.0	1.0	5.5	0,20	1.1
P_4	30	20.0	29.0	9.0	22.3	1.8	8.2	0.33	1.5

Tab. 43: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren Prämolaren (P_2-P_4) von *Prosantorhinus germanicus*.

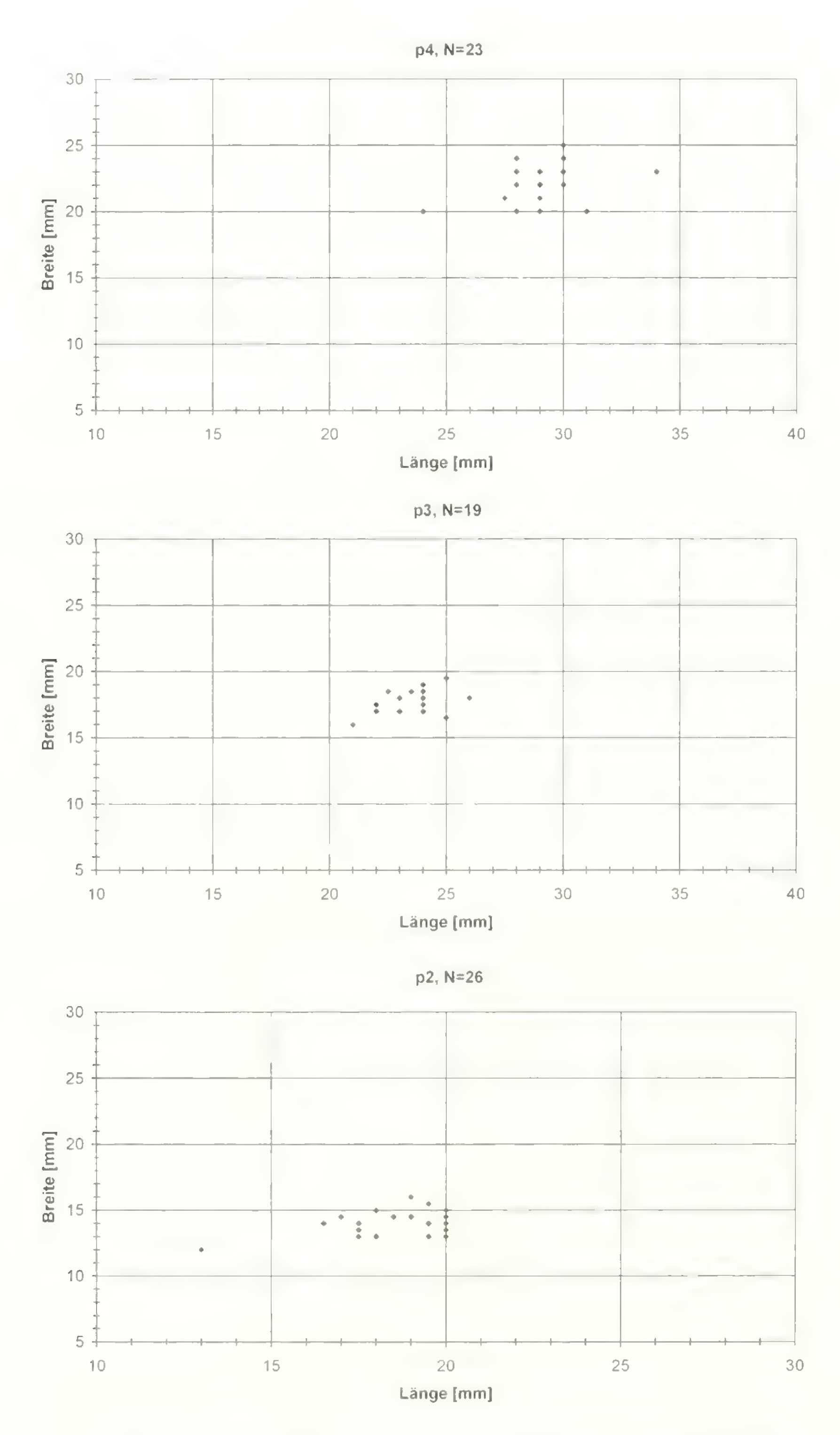


Abb. 39: Streudiagramme zur Breite und Länge der unteren Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*: Die unteren Prämolaren lassen sich anhand ihrer Längen- und Breitenwerte eindeutig unterscheiden und zur jeweiligen Zahnposition zuordnen.

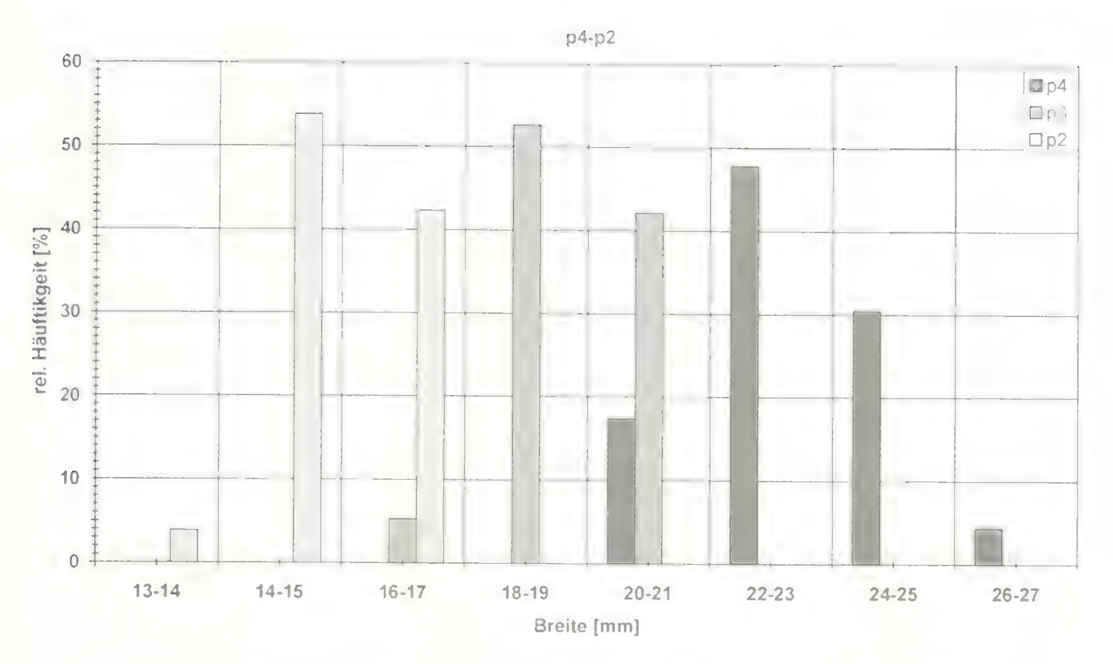


Abb. 40: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus.*

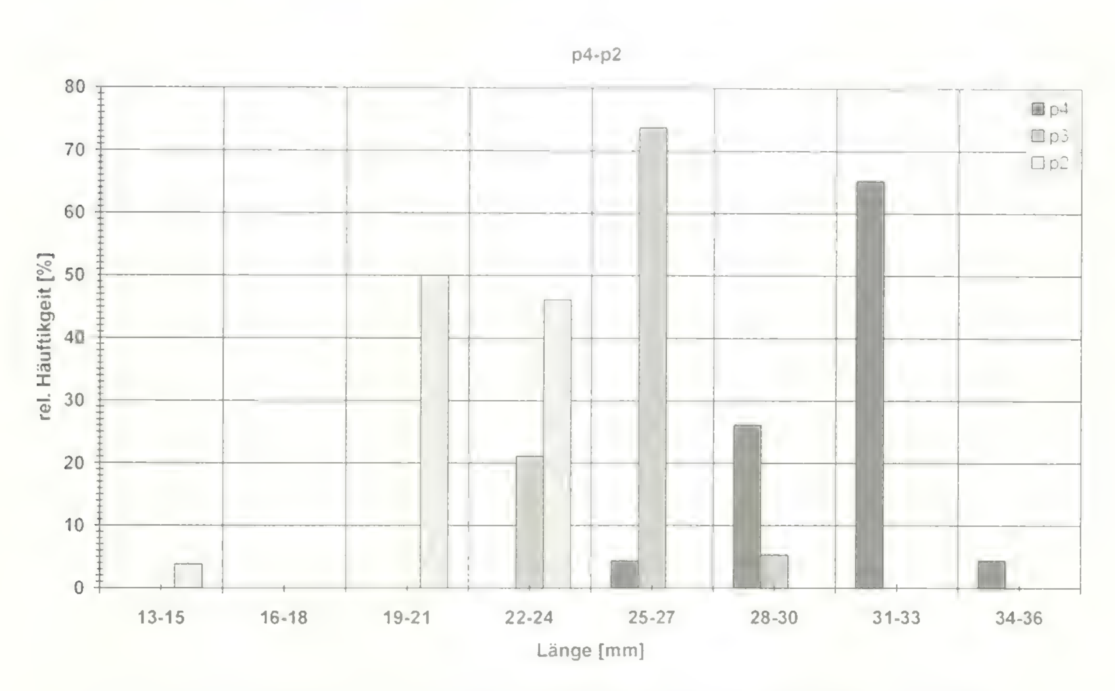


Abb. 41: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus.*

Morphologische Beschreibung des P_1 (Taf. 2, Fig. 15-17)

Der vorderste Prämolar (Taf. 2, Fig. 15-17) ist – wie im Oberkiefer – der kleinste Zahn, im Unterkiefer jedoch mit noch stärker reduziertem Kronenmuster und von sehr geringer Größe. Er erscheint ebenfalls kurz nach den Milchzähnen und fällt früh wieder aus, wonach die Alveole wieder zuwächst. Der Zahn sitzt immer unterhalb der Kaufläche der übrigen Zähne und ist somit nie abgekaut. Der P_1 ist einspitzig und kappen- oder kegelförmig mit einer Längskante, die über den ganzen Zahn zieht und gelegentlich nach lingual verschoben sein kann. Im hinteren Zahnteil ist sie ganz schwach gespalten, so daß eine winzige, flache und verkümmerte Talonidgrube zu erkennen ist.

An keiner Seite des Zahnes ist ein Cingulum ausgebildet, ebenso ist keine Horizontalstreifung erkennbar. Unterhalb der Schmelzbasis ist die Krone leicht abgeschnürt und geht dann in die schmalere, lange, labio-lingual leicht rundlich abgeplattete Wurzel über, die lingual nie gespalten ist. Auf dieser Zahnposition gibt es wie im Oberkiefer nur einen Zahn; der D_1 wird nicht ausgebildet.

Meist liegt der P_1 in Milchzahnreihen vor; nur zwei isolierte P_1 von *Prosantorhinus germanicus* wurden bisher in Sandelzhausen gefunden.

3.1.10 Untere lakteale Prämolaren

Materialliste der 72 unteren laktealen Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

19	D_4	BSP 1959 II 2474-2481, 2483, 2485, 2487 2490, 2492, 2493, 3166, 4488, 4529
6	D_4	BSP 1959 II 2482, 2486, 2491, 3426, 3662, 4527 (fragm.)
7	D_3	BSP 1959 II 2466, 2468-2470, 4493, 4537, 4539
27	D_3	BSP 1959 II 2451-2454, 2456-2464, 2467, 2471-2473, 3136, 3137, 4487, 4507, 4518, 4519, 4521, 4523, 4525, 4526 (fragm.)
9	D_2	BSP 1959 II 2497, 2755, 2757-2762, 2764
4	D_2	BSP 1959 II 2494, 2495, 2756, 2763 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität am D_4

Der letzte und größte lakteale Prämolar (Taf. 2, Fig. 18-25) ist – vom morphologischen Aufbau her – als einziger Milchzahn den Molaren analog; er ist jedoch kürzer, schmaler und niedriger. Metalophid-Innen- und -Außenschenkel sind im stumpfen Winkel geknickt, das Paralophid nach lingual eingedreht; der kürzere Hypolophid-Außenschenkel und der längere, weit nach hinten gebogene Innenschenkel sind in einem noch größeren stumpfen Winkel geknickt. Eine deutliche Protoconidfalte ist immer ausgebildet und springt – okklusal breit gerundet, basal schmal – wulstartig in die Trigonidgrube vor. Eine Entoconidrinne ist meist nur als schwache Eindellung etwas oberhalb der Basis bis zur Zahnmitte erkennbar.

Das anteriore Cingulum ist immer als deutlicher Saum ausgebildet, der schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids bis zur Zahnmitte zieht und dort sichelartig ausläuft. Anterior sind Zahnschmelz und Cingulum nur schwach durch Druckusur des vorangehenden P_3 abgenutzt. Ein posteriores Cingulum ist auch stets als markante Leiste vorhanden und zieht schräg etwas oberhalb der Basis von postero-labial bis etwa auf halbe Höhe des Zahnes. Da der D_4 der letzte lakteale Prämolar im Unterkiefer ist und nur kurze Zeit mit dem nachfolgenden M_1 zusammen auftritt, ist das posteriore Cingulum meist nicht oder nur ganz schwach durch Druckusur abgenutzt. Ein linguales Cingulum ist nie, ein labiales gelegentlich als zarter Saum nahe der Schmelzbasis oder etwas oberhalb davon ausgebildet. Eine deutliche Wachstumsrinne wurde nur an einem D_4 etwas oberhalb der Basis auf der Externseite beobachtet.

Die für *Prosantorhinus germanicus* typische Horizontalstreifung ist nur schwach auf der Internseite erkennbar; die Außenwand ist mit leichten senkrechten Riefen oder Runzeln versehen. Die Außenfurche ist schräg nach vorn geneigt, basal weit und U-förmig, okklusal tief und V-förmig. Die Rinne an der Basis der weiten Talonidgrube ist sehr kurz und endet immer weit oberhalb der Schmelzbasis. Das Talonid ist immer länger als das Trigonid; bei frischen Zähnen fällt der Außenschenkel des Hypolophids leicht gerundet, aber steil nach vorn ab. Bei einem Zahn ist in Verlängerung der Protoconidfalte an der Basis der Trigonidgrube ein deutlicher Knoten ausgebildet.

Morphologische Merkmale und Variabilität am D_3

Der D_3 (Taf. 2, Fig. 26-34) ist etwas kürzer und deutlich schmaler als der letzte Milchzahn. Die labio-linguale Breite des Trigonids ist nur etwas geringer als die des Talonids, der Umriß ist rechteckig. Die Außenschenkel von Metalophid und Hypolophid liegen parallel zur Längserstreckung des Kiefers, die Innenschenkel – besonders der des Metaconids – sind schräg nach rückwärts gestellt, so daß zwei stumpfe Winkel entstehen.

Die vordere Zahnseite zeigt eine, nur auf dieser Zahnposition auftretende Besonderheit: Das Paralophid ist immer gespalten, wobei ein innerer, etwas längerer Paralophidschenkel entsteht, der bis zur Lingualseite zieht und ein kürzerer, äußerer Paralophidschenkel, der ein Stück zur Vorderseite zieht; dazwischen bildet sich eine kleine, flache Paralophidgrube. Eine Protoconidfalte ist immer deutlich erkennbar, okklusal breit gerundet, basal schmal. Bei einigen Zähnen ist eine flach eingedellte Entoconidrinne erkennbar, manchmal fehlt sie ganz.

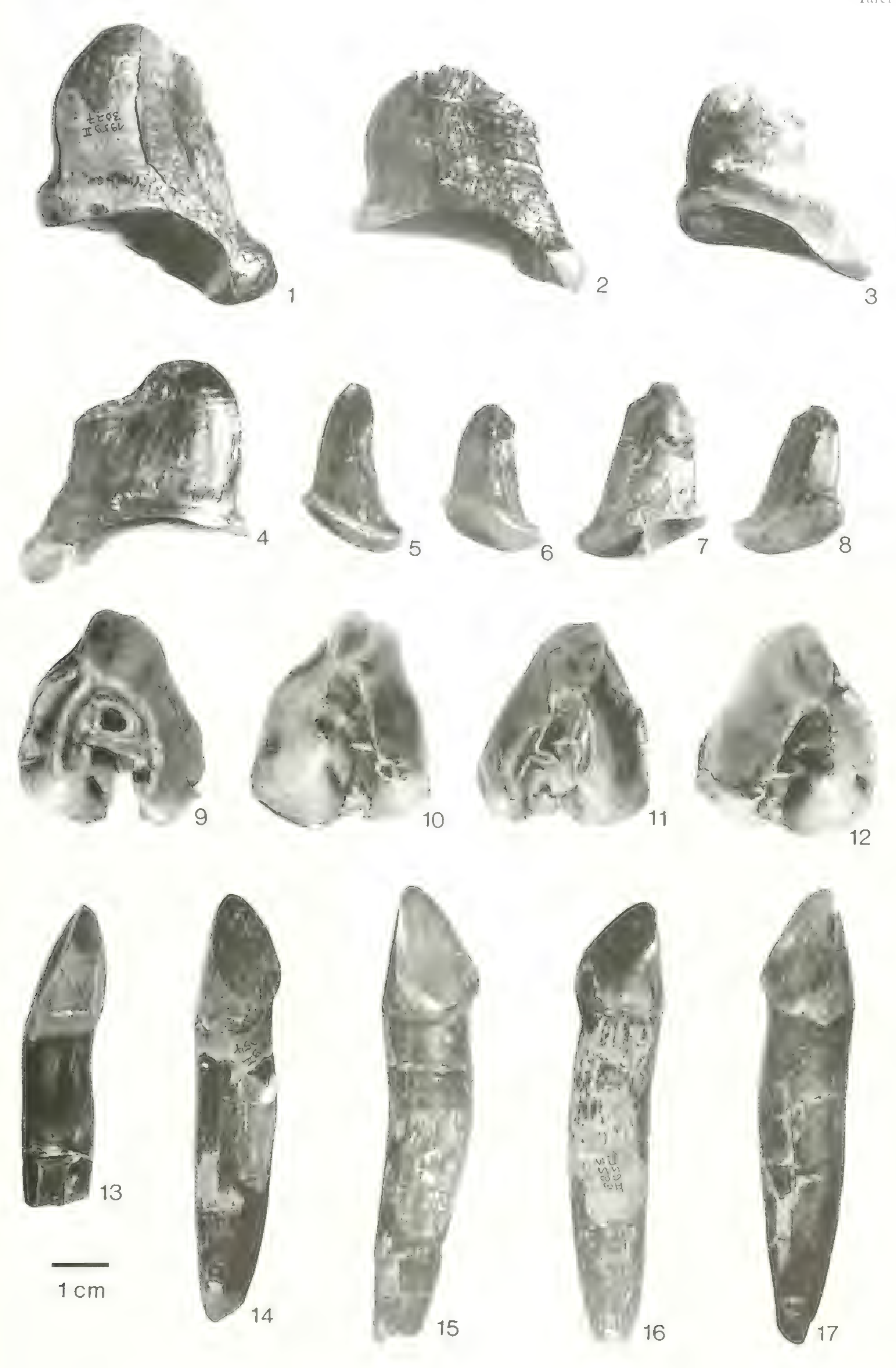
Ein anteriores Cingulum ist immer als deutliche Leiste ausgebildet und zieht etwas oberhalb der Basis von antero-labial bis etwa zur Mitte der anterioren Seite, wo sie sichelförmig ausläuft. Die Vorderseite des D_3 ist – besonders nach okklusal hin, d. h. am äußeren Paralophidschenkel – etwas durch Druckusur abgenutzt. Das posteriore Cingulum ist auch immer als markanter Saum vorhanden, der etwas oberhalb der Basis von postero-labial bis zur Zahnmitte zieht; meist ist das posteriore Cingulum etwas durch Druckusur des nachfolgen-

---

Tafel 3

Prosantorhinus germanicus (WANG, 1928)
Darstellung 1:1

Fig. 1: I^1 dex (Männchen), BSP 1959 II 3027, labiale Ansicht.
Fig. 2: I^1 dex (Männchen), BSP 1959 II 3028, labiale Ansicht.
Fig. 3: I^1 dex (Männchen), BSP 1959 II 4559, labiale Ansicht.
Fig. 4: I^1 sin (Männchen), BSP 1959 II 3033, labiale Ansicht.
Fig. 5: I^1 sin (Weibchen), BSP 1959 II 3045, linguale Ansicht.
Fig. 6: I^1 dex (Weibchen), BSP 1959 II 3039, labiale Ansicht.
Fig. 7: I^1 sin (Weibchen), BSP 1959 II 3048, labiale Ansicht.
Fig. 8: I^1 sin (Weibchen), BSP 1959 II 3047, labiale Ansicht.
Fig. 9: M^3 sin, BSP 1959 II 3100, okklusale Ansicht.
Fig. 10: M^3 sin, BSP 1959 II 2976, okklusale Ansicht.
Fig. 11: M^3 dex, BSP 1959 II 2997, okklusale Ansicht.
Fig. 12: M^3 dex, BSP 1959 II 3099 okklusale Ansicht.
Fig. 13: I_2 sin (Weibchen), BSP 1959 II 3582, linguale Ansicht.
Fig. 14: I_2 sin (Weibchen), BSP 1959 II 3054, linguale Ansicht.
Fig. 15: I_2 sin (Weibchen), BSP 1959 II 410, linguale Ansicht.
Fig. 16: I_2 dex (Weibchen), BSP 1959 II 3588, linguale Ansicht.
Fig. 17: I_2 dex (Weibchen), BSP 1959 II 3065, linguale Ansicht.



PETER, K.: Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

den D_4 abgenutzt. Lingual ist nie ein Cingulum ausgebildet, labial fehlt es auch meistens, kann aber gelegentlich als zarter Saum nahe der Schmelzbasis erkennbar sein.

Die Trigonidgrube ist eng mit steil abfallenden Wänden, die Talonidgrube etwas weiter mit einer sehr kurzen, weit oberhalb der Basis endenden Talonidrinne. Die Außenfurche ist schräg nach vorn gekippt, basal weit und U-förmig, okklusal tief und V-förmig; bei einigen Zähnen kommt es im Bereich des Paralophid-Außenschenkels zur Bildung einer flachen, schwach eingedellten vorderen Außenfurche. Eine Horizontalstreifung um den ganzen Zahn ist selten erkennbar, jedoch leichte senkrechte Riefen – besonders auf der Außenseite – deutlich ausgebildet.

Variabilität morphologischer Merkmale der unteren laktealen Prämolaren (D_4, D_3) von *Prosantorhinus germanicus* (Tab. 44)

Merkmals-ausprägung	Schema	D_4 K	D_4	D_3 K	D_3
A		18	**78%** p_o=91% p_u=56%	17	**68%** p_o=85% p_u=46%
B		5	**22%** p_o=42% p_u=8%	8	**32%** p_o=53% p_u=15%
		n=23		n=25	

Tab. 44: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren laktealen Prämolaren (D_3-D_4) von *Prosantorhinus germanicus.*

A Ein labiales Cingulum fehlt.

B Ein labiales Cingulum ist als zarter Saum nahe der Schmelzbasis ausgebildet.

Morphologische Merkmale und Variabilität am D_2

Der vorderste untere Milchzahn (Taf. 2, Fig. 35-39) ähnelt in Größe und morphologischem Aufbau sehr dem P_2, ist aber schmaler und niedriger als dieser. Die anteriore Zahnseite zeigt ebenfalls deutliche Reduktionserscheinungen, d. h. das Paralophid fehlt fast immer oder ist nur noch als kurzes Häkchen ausgebildet. Meist ist das Paraconid zur Kante reduziert und etwas nach antero-lingual gebogen. Der Umriß des Zahnes ist rechteckig bis leicht trapezförmig, da der D_2 posterior verbreitert ist.

Der Außenschenkel des Metalophids verläuft nicht ganz parallel zur Längserstreckung des Kiefers, sondern ist leicht nach antero-lingual umgebogen. Der kürzere Metalophid-Innenschenkel ist immer weit nach hinten gebogen und verschmilzt mit dem Entoconid, so daß die Talonidgrube stets ganz geschlossen ist. Die Trigonidgrube ist als solche nicht mehr ausgebildet; es handelt sich eher um eine flache, aber deutlich und tief eingesenkte Rinne im vorderen Zahnteil. Hypolophid-Innen- und -Außenschenkel sind etwa gleich lang und bilden einen spitzen Winkel. Die Talonidgrube ist immer geschlossen, rundlich und flach, eine Talonidrinne deshalb nie vorhanden; eine Entoconidrinne ist ebenfalls nie ausgebildet.

Ein anteriores Cingulum ist immer als schwacher sichelförmiger Saum etwas oberhalb der Basis erkennbar, aber nie durch Druckusur abgenutzt, da der vorangehende P_1 viel tiefer sitzt. Auch das posteriore Cingulum ist immer als zarter Saum ausgebildet, der meist nur von postero-labial schräg zur Zahnmitte zieht; das Cingulum und der Zahnschmelz sind posterior meist stark durch Druckusur des nachfolgenden D_3 abgenutzt. Das labiale Cingulum fehlt immer, das linguale ist gelegentlich in der Zahnmitte etwas oberhalb der Basis in Form eines kleinen Zapfens ausgebildet. Das Trigonid ist stets länger als das Talonid; die deutliche Horizontalstreifung wie bei den adulten Zähnen fehlt am D_2, rund um den Zahn ist nur eine schwache senkrechte Riefung erkennbar.

Am D_2 kommt es zur Bildung von zwei Außenfurchen: beide sind sehr variabel ausgebildet, mal stärker und mal schwächer eingedellt, aber immer flach und U-förmig und stehen meist senkrecht; sie können über die ganze Außenseite von basal bis okklusal verlaufen oder auch unterbrochen sein. Im Bereich der Außenfurchen kommt es gelegentlich zur Bildung einer dünnen Zementschicht.

Variabilität der unteren laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*
(Tab. 45-46, Abb. 42-44)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	s_x [mm]	V_x [%]
D	9	17,0	21,0	4,0	18,8	1,1	5,6	0,35	1,9
D	9	30,0	33,0	3,0	31,0	1,0	3,1	0,32	1,0
D	20	28,0	32,0	4,0	30,7	1,0	3,3	0,22	0,7

Tab. 45: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren laktealen Prämolaren (D-D) von *Prosantorhinus germanicus*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	s_x [mm]	V_x [%]
D_2	10	10,0	11,5	1,5	11,1	0,5	4,1	0,15	1,3
D_3	8	15.0	16,0	1,0	15,4	0,5	3,4	0,18	1,2
D_4	21	16,0	19,0	3,0	17,6	0,7	4,1	0,16	0,9

Tab. 46: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren laktealen Prämolaren (D_2-D_4) von *Prosantorhinus germanicus*.

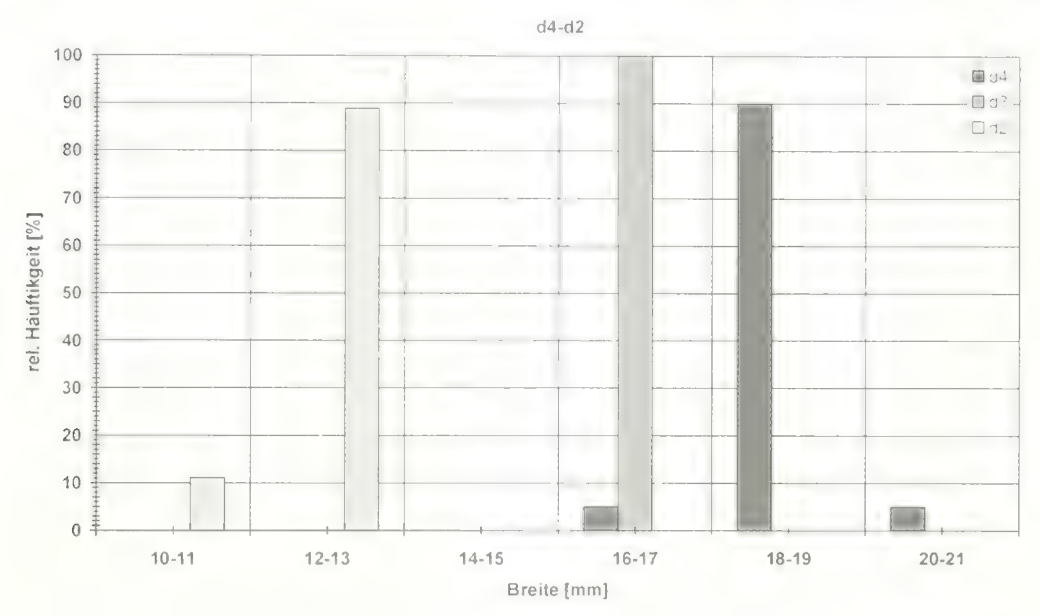


Abb. 42: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*.

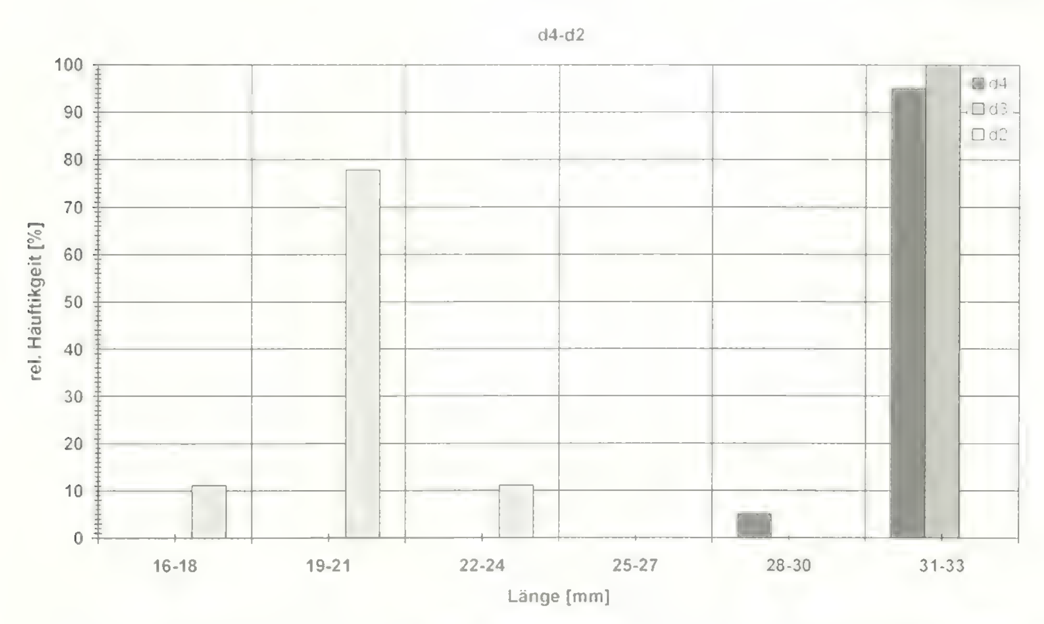


Abb. 43: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*.

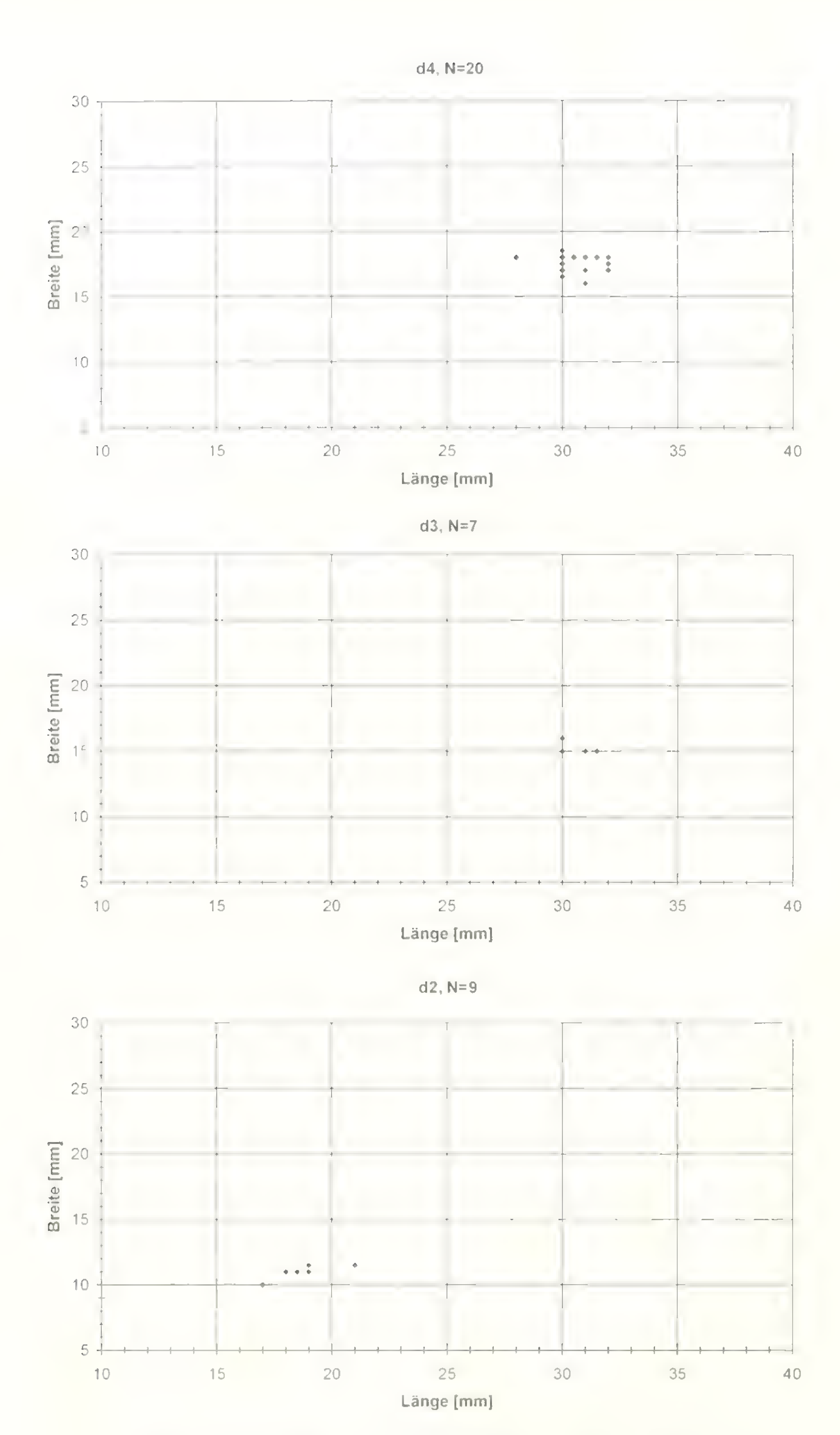


Abb. 44: Streudiagramme zur Breite und Länge der unteren laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*. Die unteren laktealen Prämolaren lassen sich in ihren Längen- und Breitenmaßen gut unterscheiden.

Tafel 4

Prosantorhinus germanicus (WANG, 1928)
Darstellung 1:1

Fig. 1: I_2 sin (Mannchen), BSP 1959 II 2516, linguale Ansicht.
Fig. 2: I_1 dex (Mannchen), BSP 1959 II 2542, linguale Ansicht.
Fig. 3: laktealer Unterkiefer dex mit dI_2 (!), P_1, D_2-D_4, BSP 1959 II 4547, labiale Ansicht.
Fig. 4: dasselbe Stuck wie Fig. 3, okklusale Ansicht.
Fig. 5: laktealer Unterkiefer sin mit D_2-D_4, M_1 im Durchbruch, BSP 1959 II 2281, okklusale Ansicht.



Peter, K.: Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

3.1.11 Untere Incisiven

Morphologische Beschreibung der männlichen I_2

Die unteren männlichen Hauer I_2 von *Prosantorhinus germanicus* (Taf. 4, Fig. 1, 2) sind immer lang und lanzettförmig; die breiteste Stelle befindet sich direkt an der in mesial-distaler Erstreckung flügelartig ausgezogenen Schmelzbasis, apikal und terminal sind Krone und Wurzel zugespitzt. Nur bei dieser Gattung verläuft die Krümmung der männlichen I_2 in zwei Ebenen; der Zahn ist fast waagerecht im Unterkiefer eingepflanzt, krümmt sich aber stark nach oben.

Der Querschnitt durch die Kronenspitze ist dreieckig, durch die Kronenbasis tropfenförmig und im Wurzelbereich rundlich (Abb. 45). Die labiale Kronenunterseite ist konvex, die linguale Oberseite abgeplattet und konkav; durch die starke Abkauung an allen Zähnen fällt die Abkauungsfläche stark nach mesial ab und bildet eine scharfe Schneide; frische I_2 sind nicht bekannt. Auf der labialen Unterseite sowie der distalen Außenseite ist eine deutliche Schmelzschicht erkennbar, die lingual fehlt. Die labial-distale Kante ist stark abgerundet und bildet keine weitere Schneide.

Bei mäßig stark abgekauten Zähnen sind meist zwei Abkauungsflächen erkennbar: eine glatt polierte im apikalen Bereich, hervorgerufen durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme, und eine weitere im mittleren bis basalen Kronenbereich, die immer eine kräftige Striation erkennen läßt, die durch die Nahrungsaufnahme und den oberen I^1 entsteht. Bei stark abgekauten Zähnen sind auch die Abkauungsstriemen besonders im basalen Bereich sehr deutlich und rillenförmig. An der Stelle, wo die mesiale Schneide an der Basis ausläuft, ist der Zahnhals etwas abgeschnürt; diese Abschnürung ist jedoch nur bei mäßig stark abgekauten Zähnen erkennbar. Ein Cingulum ist nirgendwo ausgebildet.

Morphologische Beschreibung der weiblichen I_2

Die unteren I_2 der Weibchen (Taf. 3, Fig. 13-17) sind zwar ebenfalls länglich geformt, aber deutlich schmaler und kürzer. Sie sind nur mäßig bis schwach nach oben gekrümmt und haben eine kurze Krone. Der Querschnitt durch die Kronenspitze ist dreieckig, durch die Kronenbasis tropfenförmig und im Wurzelbereich rundlich (Abb. 46). Die labiale Zahnunterseite ist wie die linguale Zahnoberseite leicht konvex geformt. Auf der labialen Unter- sowie der distalen Außenseite ist eine deutliche Schmelzschicht ausgebildet, die auch auf der lingualen Oberseite erkennbar, jedoch dünner ausgeprägt ist.

Die labio-distale Kante ist stark abgerundet, an der lingual-distalen Seite bildet sich ein kleiner Längsgrat entlang der Krone bis zur Schmelzbasis. Die Abkauung beginnt im apikalen Bereich und setzt sich über die ganze linguale Zahnseite fort, so daß mesial eine scharfe Schneide entsteht. Die mesiale Schneide ist an der Schmelzbasis leicht flügelartig ausgezogen und unterhalb davon ist der Zahnhals etwas abgeschnürt.

Die I_2 der Weibchen sind schwächer abgekaut als die der Männchen, da auch der Antagonist im Oberkiefer sehr klein ist. Oft ist nur die Spitze der Krone als glatt polierte Fläche ohne Striation vorhanden. Bei stärkerer Abkauung können sich zwei kleine Abkauungsflächen bilden: eine apikal sowie an der distalen Seite des lingualen Zahnteils durch die Lippen des Tieres glatt polierte und eine weitere im mesialen und mittleren Zahnbereich mit deutlichen, aber zarten Abkauungsstriemen. Ein Cingulum fehlt auch an den weiblichen I_2.

Beschreibung und Diskussion der isolierten I_1, dI_1, dI_2

Aus Sandelzhausen liegen mehrere isolierte, in Form und Größe unterschiedliche Zähne – vermutlich untere I_1 oder auch dI_2 – vor, die alle einspitzig mit kurzer Krone und einer langen Wurzel versehen sind. Durch den Fund eines juvenilen Unterkiefers von *Prosantorhinus germanicus* mit einem dI_2 in situ bei der Grabung 1996 konnte einer dieser isolierten Zähne als linker dI_2 von *Prosantorhinus germanicus* identifiziert werden:

BSP 1959 II	größter Durchmesser [mm]	kleinster Durchmesser [mm]	Umfang [mm]
2516	30	20	85
2518	27	23	82
2521	28	22	83
2523	26	23	83
2528	29	22	84
2520	27	22	80
2524	27,5	22	82
2527	28	24	85
2529	26,5	22	79
2532	28	18	72
2538	28	19,5	75
2542	28,5	22	82
3578	27,5	23,5	82
2544	27,5	23	80
2543	26	21	81
2540	25,5	22	77
2537	27	24	84
2535	27,5	21	78
2530	28	24	85
2531	28	23	81
2534	27	23	81
2533	31	21	84
2541	26	22	78
2536	29	24	84
2546	29	21	81

Tab. 47: Maßangaben zu den unteren männlichen I_2 von *Prosantorhinus germanicus.*

BSP 1959 II	größter Durchmesser [mm]	kleinster Durchmesser [mm]	Umfang [mm]
3056	15	12	45
3054	16	13	47
410	17	13	49
3053	16,5	12	46
3061	18	13	48
3065	17	13	48

Tab. 48: Maßangaben zu den unteren weiblichen I_2 von *Prosantorhinus germanicus.*

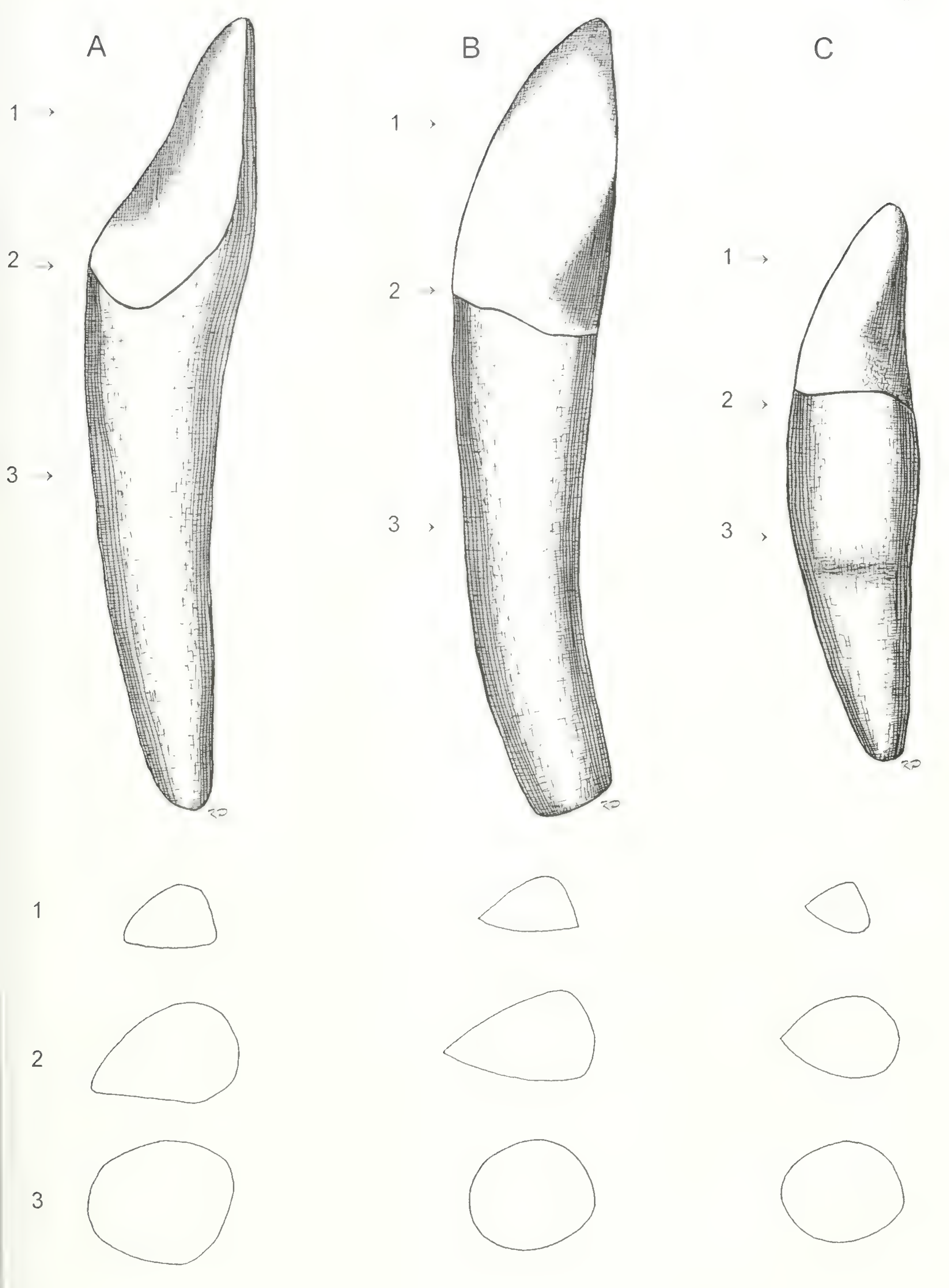


Abb. 45: Querschnitte durch die Kronenspitze (1), Kronenbasis (2) und Wurzel (3) der unteren männlichen Incisiven (I, dex) der Gattungen: A *Prosantorhinus germanicus*, B *Plesiaceratherium fahlbuschi*, C *Lartetotherium sansaniense*, Darstellung 1:1, linguale Ansicht.

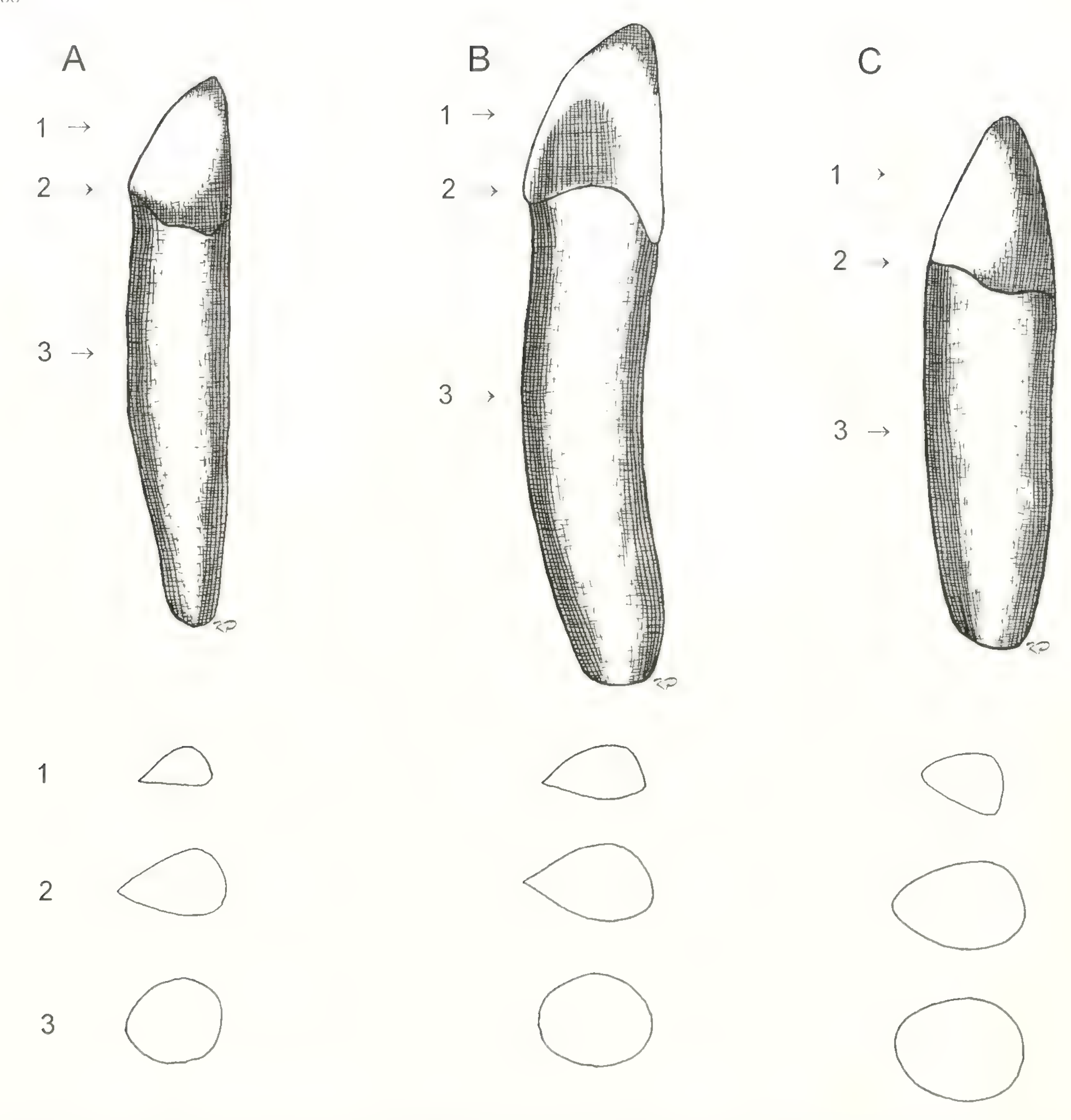


Abb. 46: Querschnitte durch die Kronenspitze (1), Kronenbasis (2) und Wurzel (3) der unteren weiblichen Incisiven (I, dext.) der Gattungen: A *Prosantorhinus germanicus*, B *Plesiaceratherium fahlbuschi*, C *Lartetotherium sansaniense*, Darstellung 1:1, linguale Ansicht.

BSP 1959 II 5373 (Taf. 7, Fig. 5): Die Wurzel ist sehr lang und schmal sowie labio-lingual etwas abgeplattet; das terminale Ende ist abgebrochen, so daß offen bleibt, ob die Wurzel zugespitzt ausläuft. Die Krone ist sehr kurz, labio-lingual abgeflacht und in distal-mesialer Richtung etwas länglicher ausgezogen, so daß der Zahnhals unter der Schmelzbasis leicht abgeschnürt wird. In distal-mesialer Richtung zieht sich eine Längskante über die gesamte Krone. Der Zahn ist nicht abgekaut, eine Schmelzschicht labial und lingual zu erkennen.

Unter den übrigen isolierten Zähnen ist wegen der unterschiedlichen Morphologie und Größe kein weiterer Zahn als dI_2 von *Prosantorhinus germanicus* bestimmbar.

Die zwei nun zu beschreibenden Zähne sind die kleinsten und schmalsten vorliegenden odontologischen Reste von Nashörnern aus Sandelzhausen:

BSP 1959 II 5377 (Taf. 7, Fig. 10): Die Wurzel ist sehr lang und schmal, drehrund und nur ganz schwach gebogen; terminal läuft sie spitz zu, die Krone ist abgebrochen. Da der Zahn zu klein für einen dI_2 von *Prosantorhinus germanicus* und ebenfalls zu klein für einen I_1 von *Lartetotherium sansaniense* ist, könnte es sich um einen I_1 von *Prosantorhinus germanicus* handeln. Bei dem einzigen zur Verfügung stehenden Vergleichsstück (Symphysenbruchstück Nr. BSP 1959 II 3362, Abb. 47) ist der I_1 abgebrochen und nur der runde Querschnitt zu sehen, der etwas kleiner ist als bei dem vorliegenden Zahn.

BSP 1959 II 5378 (Taf. 7, Fig. 9): Der Zahn hat eine lange, runde Wurzel, die terminal zwar abgebrochen, aber vermutlich spitz zuläuft; sie ist deutlich stärker gebogen als bei dem vorher beschriebenen Zahn. Die Krone ist ganz kurz, kugelig mit einer kleinen Spitze, glatt poliert, unabgekaut und hat den-

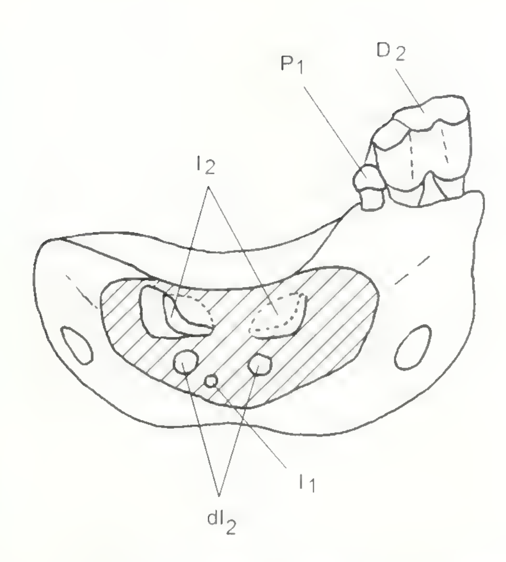


Abb. 47: Juveniles Symphysenbruchstück von *Prosantorhinus germanicus* (BSP 1959 II 3362) mit P_1, D_2, I_2, dI_2 und I_1; alle Incisiven sind abgebrochen (Abbildung 1:1, anteriore bzw. frontale Ansicht).

selben Durchmesser wie die Wurzel; der Zahnhals ist nicht eingeschnürt. Bei diesen beiden Zähnen könnte es sich um I_1 von *Prosantorhinus germanicus* handeln. Vergleichsmaterial liegt im Stuttgarter Naturkundemuseum (SMNS) vor: hierbei handelt es sich um mehrere Symphysenbruchstücke von *Prosantorhinus germanicus* der Fundstelle Langenau 1 bei Ulm (MN 4b, schwarze und gelbe Schicht = Stillwasserablagerung). Zwischen den beiden I_2 ist genügend Platz für die kleinen I_1 vorhanden, deren Krone jedoch meist abgebrochen ist. Der Wurzelquerschnitt der I_1 ist ebenfalls rund und ähnelt vom Durchmesser dem der Sandelzhausener Zähne. Ein weiteres Symphysenbruchstück von *Prosantorhinus germanicus* in Stuttgart aus Langenau zeigt dI_2 und I_2 in situ, dazwischen liegt ein kleiner I_1, der den I_1 aus Sandelzhausen sehr ähnelt. Bei diesen beiden Sandelzhausener Zähnen (BSP 1959 II 5377 und 5378) wird es sich – aufgrund des Vergleichs mit dem Material aus Langenau – um I_1 von *Prosantorhinus germanicus* handeln.

Alle isoliert vorliegenden dI_2 oder I_1 sind im Wurzelbereich abgebrochen, d. h. es ist unbekannt, in welcher Form die Wurzel dieser kleinen Zähne terminal endet und wie lang sie ist. Da ein juveniler Unterkiefer von *Prosantorhinus germanicus* mit einem dI_2 in situ vorliegt, wurden am Wehrwissenschaftlichen Institut für Werk-, Explosiv- und Betriebsstoffe in Erding Röntgenuntersuchungen von diesem Stück durchgeführt. Leider konnte die Frage anhand der Röntgenfotos nicht geklärt werden, da der dI_2 in sich gebrochen ist und nur die Sprünge auf den Fotos zu sehen sind.

3.1.12 *Prosantorhinus germanicus* an weiteren Fundstellen

Georgensgmünd bei Nürnberg in Mittelfranken (Bayern, Typ-Lokalität von *Prosantorhinus germanicus*)

H. v. Meyer (1834) beschreibt fossile Knochen und Zähne aus den mittelmiozänen Süßwasserkalken (MN 5-6) dieser Fundstelle. Der Autor nennt zwar keine Gattung, die ein Synonym zu *Prosantorhinus germanicus* darstellt, er bildet jedoch zwei Zähne ab, bei denen es sich nach Meinung der Autorin um *Prosantorhinus germanicus* handeln könnte: Taf. 2, Fig. 19a, b: Vermutlich ein linker M^1 oder M^2, der Ectoloph ist völlig, der Metaloph teilweise abgebrochen; hintere und vordere Protoconusfurche sind tief und stark ausgebildet, so daß der Protoconus deutlich abgeschnürt wird und okklusal rundlich hervortritt. Auf Grund der mit den Sandelzhausener M^1 und M^2 von *Prosantorhinus germanicus* vergleichbaren Größe und ebenso der starken Furchenbildung handelt es sich nach Meinung der Autorin bei dem von H. v. Meyer unbestimmt abgebildeten und oben beschriebenen Zahn um einen oberen linken Molaren von *Prosantorhinus germanicus*. Das Originalstück mit der Nummer M 4185 befindet sich heute in Frankfurt (SMF).

Auch der zweite von H. v. Meyer (1834: Taf. 6, Fig. 50 a, b) unbestimmt abgebildete Zahn kann – auf Grund der sehr ähnlichen morphologischen und metrischen Merkmale – mit *P. germanicus* aus Sandelzhausen verglichen und als linker M^3 dieser Art bestimmt werden. Das Originalstück befindet sich in München (BSP AS I 45): Das posteriore Cingulum ist reduziert und nur postero-lingual als kleiner Saum ausgebildet. Das linguale Cingulum besteht aus ein paar höckerartigen kleinen Unebenheiten am Ausgang des Medisinus; die meisten M^3 von *germanicus* aus Sandelzhausen zeigen einen lingualen Cingulumzapfen – dieses Merkmal ist jedoch innerhalb der Art recht variabel. Die hintere Protoconusfurche ist tief, die vordere nur schwach ausgebildet; M^3 von *germanicus* in Sandelzhausen zeigt eine starke vordere und hintere Protoconusfurche. Das Crochet des M^3 aus Georgensgmünd ist als einfacher Sporn analog zu den M^3 aus Sandelzhausen ausgebildet.

Teile der Sammlung von H. v. Meyer wurden nach Boston und New York verkauft; in Deutschland ging viel Material während des Krieges verloren. Teile der Sammlung von Meyer befinden sich auch in Frankfurt (SMF), in Nürnberg (NHG) und in München (BSP).

Da die Autorin nur wenige Stücke aus Georgensgmünd untersucht hat, können keine weiteren Schlüsse bezüglich der Population von *Prosantorhinus germanicus* in Georgensgmünd gezogen werden; die metrischen und morphologischen Merkmale dieser Stücke sprechen jedoch für eine Zuordnung zu dieser Art. Aus den Diagrammen (Abb. 48-51) geht hervor, daß sich die Maße der Backenzähne aus Georgensgmünd (außer den M^2 und M^1) eng an den Wertebereich von *germanicus* in Sandelzhausen anpassen. Damit ist belegt, daß es sich in Georgensgmünd eindeutig um die Art *germanicus* handelt.

Weitere Stücke von *Prosantorhinus germanicus*, die sich in München (BSP) befinden:

BSP 1975 I 251: M^3 dextral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG 7292/18g)

BSP 1975 I 252: M^3 sinistral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG 7292/18h)

BSP 1868 XIV 203: P_2-M_3 sinistral, Abguß vom Original in Wien (NHMW 1877)

BSP 1975 I 253: P_3 dextral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG)

BSP 1975 I 254: P_4 dextral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG)

BSP 1975 I 255: M_3 dextral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG 812/75)

BSP 1975 I 250: M^2 sinistral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG 7292/18i)

BSP 1975 I 249: P^2, P^3 dextral (zusammengehörig), Abguß vom Original in Nürnberg (NHG 7292/18b).

Die Unterkieferzähne der oben genannten Stücke stimmen morphologisch und metrisch gut mit denen aus Sandelzhausen überein (Abb. 48-51), d. h. die Autorin geht davon aus, daß es sich bei den oben genannten Stücken ebenfalls um die Art *germanicus* handelt.

WANG (1928) führt Stücke aus Georgensgmünd auf, die sich in den Sammlungen von München, Nürnberg und Berlin befinden; er beschreibt, zeichnet und bildet mehrere Zähne dieser Fundstelle unter seiner neuen Art *Dicerorhinus germanicus* ab: Taf. 8, Fig. 1, 2; Taf. 9, Fig. 1, 2; Taf. 10, Fig. 1. Originale von WANG (1928) zu *Prosantorhinus germanicus* aus Georgensgmünd, die sich in München (BSP) befinden:

BSP 1907 I 25: Unterkiefer-Bruchstück (sinistral) mit D_2-M_1, Orig. z. WANG (1928: Taf. 9, Fig. 2): Die Milchzähne dieses Unterkiefers entsprechen metrisch und morphologisch den Sandelzhausener Zähnen.

BSP 1902 I 2: I_2 sinistral (Weibchen), Orig. z. WANG (1928: Taf. 10, Fig. 1): Der abgebildete weibliche Schneidezahn stimmt metrisch und morphologisch mit denen aus Sandelzhausen überein.

BSP AS I 7: Sinistrale Oberkiefer-Zahnreihe M^3-P^2, Orig. z. WANG (1928: Taf. 8, Fig. 1; Taf. 9, Fig. 1) = Lectotypus zu *Prosantorhinus germanicus* (vgl. Kap. 3.1.2). Die metrischen Merkmale dieser Oberkiefer-Zahnreihe passen – außer den M^2 und M^1-Werten, die etwas außerhalb liegen – sehr gut zu den Sandelzhausener Werten (Abb. 48-51). Morphologische Merkmale am Lectotypus: M^1, M^2 und M^3 zeigen eine sehr starke Furchenbildung am Protoloph, der Protoconus wird dadurch rundlich abgeschnürt. Diese für *Prosantorhinus* typische Furchenbildung ist auch an den Sandelzhausener Stücken – jedoch etwas schwächer – zu beobachten. Am Lectotypus zeigt der M^2 eine fast durchgehende äußere Cingulum-Leiste, M^1, P^4 und P^3 eine ununterbrochene Außencingulum-Leiste ca. 1-2 mm oberhalb der Basis. Bei den Sandelzhausener oberen Molaren fehlt das Außencingulum oder ist als schwacher Saum direkt an der Basis ausgebildet. Am Lectotypus kommt es nicht zur Brückenbildung bei den oberen Prämolaren; diese tritt an den Sandelzhausener Stücken gelegentlich noch auf. Abschließend kann gesagt werden, daß die morphologischen Merkmale des Lectotypus aus Georgensgmünd gut mit denen aus Sandelzhausen übereinstimmen. Bei den kleinen Abweichungen (z. B. die Ausbildung des Cingulums betreffend) handelt es sich um die natürliche Variabilität innerhalb der Art.

Nach der Untersuchung der Vergleichsstücke aus Georgensgmünd geht die Autorin davon aus, daß es sich in Georgensgmünd und Sandelzhausen eindeutig um dieselbe Art handelt.

Langenau 1 bei Ulm (Baden-Württemberg)

Beim Bau der Autobahn Ulm-Würzburg konnte in den Jahren 1976 und 1977 in der Nähe von Ulm (etwa 1 km SW Langenau) ein ungewöhnlich reicher Fundkomplex tertiärer Wirbeltiere geborgen werden (Langenau 1 und 2); besonders Langenau 1 erwies sich als äußerst fossilreich. Die Funde stammen aus der Zeit der untermiozänen Kirchberger Schichten und sind etwa 17-18 Millionen Jahre alt (MN 4b). Damals hatte sich in der Langenauer Bucht das Mündungssystem eines Flusses ausgebildet. Die häufig wechselnde Transportenergie dieses Flusses durch Verlagerung der Hauptabflußrinne und Ausbildung von Altarmen ist durch eine Wechselfolge von Tonen, Sanden und Kiesen in der Schichtfolge dokumentiert (Süßbrackwassermolasse). Die Funde stammen hauptsächlich aus den untersten Schichten einer maximal 2 m mächtigen, ca. 20 m breiten, mit blaugrauem bis schwarzem Ton gefüllten Rinne eines solchen Altarms und aus den unterlagernden Sanden und Kiesen. Diese seitlich auskeilende Rinne durchzog den ganzen Bereich der Fundstelle und repräsentiert einen ausgesprochenen Stillwasserbereich. Langenau gehört zu den wenigen Fundstellen, an denen Klein- und Großsäuger gleichermaßen repräsentiert sind.

Aus Langenau ist ein kurzfüßiges, horntragendes Nashorn bekannt, das von HEIZMANN, GINSBURG & BULOT (1980: 4) als *Prosantorhinus* sp. bestimmt wurde. Von dieser Gattung liegen zahlreiche Zahn- und Knochenrelikte in bester Erhaltung vor; besonders lakteale Kieferbruchstücke mit Milchschneidezähnen sind aus den Stillwasserablagerungen bekannt. Das Material ist bisher nicht beschrieben und veröffentlicht und kann – wegen der Fülle der Reste – in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden. Lediglich die laktealen Kieferbruchstücke, die in Langenau besser als in Sandelzhausen erhalten sind, wurden zu Vergleichszwecken herangezogen. Schon bei der ersten Durchsicht des Langenauer Materials zeigte sich eine große morphologische und metrische Übereinstimmung mit den Sandelzhausener Stücken, so daß davon ausgegangen werden kann, daß es sich ebenfalls um die Art *Prosantorhinus germanicus* handelt.

Veröffentlichungen zur Fundstelle Langenau liegen von HEIZMANN, GINSBURG & BULOT (1980) und HEIZMANN (1984) vor. In München (BSP 1980 I 26) befindet sich lediglich ein Abguß vom Original aus Stuttgart (SMNS), Unterkiefer-Reihe mit I_2-M_3 dextral (I_2 noch im Durchbruch), von HEIZMANN als *Prosantorhinus* sp. bestimmt.

Österreich

WANG (1929) beschreibt die Rhinocerotiden des Wiener Beckens und bildet ein linkes Unterkiefer-Fragment mit P_4-M_3 (Taf. 2, Fig. 5) von *Prosantorhinus germanicus* ab, das seiner Meinung nach einen ähnlichen Zahnbau wie die in Bayern gefundenen Stücke aufweist. Es handelt sich jedoch um ein rechtes Unterkiefer-Fragment, das – auf Grund der abweichenden metrischen und morphologischen Merkmale – nicht zu *Prosantorhinus germanicus* gestellt werden kann (freundl. mündl. Mitt. HEISSIG). Da das Stück der Autorin nicht vorliegt und anhand der Abbildung keine detaillierten morphologischen Merkmale zu erkennen sind, kann eine systematische Zuordnung nicht erfolgen.

TEPPNER (1915) geht ausführlich auf die neogenen Rhinocerotiden der Steiermark ein; *Prosantorhinus germanicus* wird jedoch nicht erwähnt. Auch THENIUS (1951) befaßt sich mit den Rhinocerotiden des Wiener Jungtertiärs und berichtigt

einige Irrtümer aus der älteren Literatur. Er erwähnt zwar *D. germanicus* = *Prosantorhinus germanicus*, geht aber nicht näher auf Fundorte dieser Art ein. HEISSIG (1972) führt als Vorkommen von *Prosantorhinus germanicus* auch die Steiermark auf, wo die Art in zahlreichen Braunkohlenvorkommen in morphologisch stark gegliederter Umgebung auftritt; er geht jedoch nicht näher auf einzelne Fundorte ein.

Da die Autorin etwaige Fundorte bzw. Stücke von *Prosantorhinus germanicus* in Österreich nicht untersucht hat, kann die Existenz dieser Art dort weder bestätigt noch verworfen werden.

Spanien: Buñol (MN 4)

Anhand von wenigen Knochenresten, die robuster als die Knochen der übrigen *Prosantorhinus*-Arten erscheinen, legt CERDEÑO (1996) die Art *Prosantorhinus* sp. A für diese Fundstelle fest.

Frankreich: Savigné-sur-Lathan (MN 5)

Ein Abguß (Astragalus sinistral) aus dem Museo National de Ciencias Naturales (Madrid, Spanien) veranlaßt CERDEÑO (1996), die Existenz von *Prosantorhinus germanicus* auch in Savigné festzulegen, da die metrischen Daten von Georgensgmünd und Sandelzhausen denen von Langenau I und Savigné sehr ähnlich sind. Da diese Annahme jedoch nur auf diesem einen Astragalus-Abguß aus Savigné beruht, der mit den anderen Fundstellen verglichen wurde, ist eine Einordnung in *Prosantorhinus germanicus* fraglich und bedarf weiterer Überprüfungen und Vergleiche auch anhand von Zahnmaterial.

La Grive-St-Alban (MN 7/8)

Nach CERDEÑO (1996) unterscheidet sich auch das Knochenmaterial von La Grive-St-Alban von allen anderen Formen, was sie als Anlaß nahm, die Art *Prosantorhinus* sp. B aufzustellen. Das Material wurde zuerst *Brachypotherium* zugeordnet; da aber die Astragali größer und kürzer als bei allen anderen *Prosantorhinus*-Arten sind und sich auch von denen in Buñol unterscheiden, handelt es sich laut CERDEÑO eventuell um eine letzte Form dieser Gattung. CERDEÑO weist jedoch darauf hin, daß die wenigen Relikte aus Buñol wie auch aus La Grive-St-Alban keine angemessene statistische Bestätigung erlauben, um eine genauere taxonomische Präzisierung vorzunehmen.

Montréal-du-Gers (Béon 1 u. 2, MN 4b)

Nach neuesten Beschreibungen dieser Fundstelle von ANTOINE & DURANTHON (1997) und ANTOINE (1997) wird die ungewöhnlich hohe Anzahl von sechs Nashorn-Gattungen in Montréal-du-Gers bestätigt, die auch *Prosantorhinus germanicus* einschließt. *Protaceratherium minutum* und die neu aufgestellte Art *Aegyrcitherium beonensis* werden eingehend behandelt, eine genaue Beschreibung der Art *Prosantorhinus germanicus* von dieser Fundstelle steht noch aus. Das bisher unveröffentlichte Material von *Prosantorhinus germanicus* aus Montréal-du-Gers, das sich in Toulouse (MHNT) befindet, wird daher von der Autorin nur zu Vergleichszwecken herangezogen.

Nach jüngsten Diskussionen zwischen HEISSIG und ANTOINE hat sich herausgestellt, daß das zuerst an Zahnrelikten als *Prosantorhinus germanicus* bestimmte Nashorn von Montréal-du-Gers tridactyl ist und somit nicht zur Art *Prosantorhinus germanicus* gestellt werden kann, da diese Art tetradactyl ist. Die Zähne von *Prosantorhinus germanicus* und der noch nicht bestimmten Nashorn-Art sind sich sehr ähnlich (freundl. mündl. Mitt. HEISSIG).

3.1.13 Die Vergleichsarten von *Prosantorhinus germanicus*

Prosantorhinus douvillei (OSBORN, 1900)

Diese von OSBORN (1900) als „*Diceratherium Douvillei*" an Material aus Beaugency-Tavers (Frankreich) aufgestellte Art wird stratigrafisch wie *Prosantorhinus germanicus* eingeordnet und zeigt odontologisch die gleichen morphologischen Merkmale, beide Arten sind jedoch verschieden groß. *Prosantorhinus douvillei* ist die größere Art und tritt in Westeuropa (Frankreich, Spanien, Portugal) auf. An den französischen Fundstellen Neuville-aux-Bois (MN 3b) und Chevilly (MN 4b) ist *douvillei* mit einigen Relikten repräsentiert, aus Baigneaux-en-Beauce (mittl. Orleanium, MN 4b), Beaugency-

MN-Zonierung nach MEIN	Deutschland	Frankreich	Spanien/ Portugal
MN 7/8		La Grive **	
MN 6	Georgensgmünd *		
MN 5	Sandelzhausen *	Pontlevoy ∇ Savigné ** ? Beaugency ∇	
MN 4b	Langenau *	Montréal ∇ ? Bézian à la Romieu ∇ ? oder * ? Baigneaux * ? Chevilly ∇	Lissabon •
MN 4a		Artenay ∇ ? ** ? ♦ ?	Bunol ** Artesilla ∇
MN 3b		Neuville-aux-Bois ♦ Chilleurs-aux-Bois ♦ Chitenay • ? oder ♦ ?	

* *Prosantorhinus germanicus*
** *Prosantorhinus* sp.
• *Prosantorhinus* cf. *germanicus*
∇ *Prosantorhinus douvillei*
♦ *Diaceratherium aurelianense*

Tab. 49: Stratigraphische Tabelle zu den Fundorten der Gattung *Prosantorhinus*.

Tavers (oberes Orleanium, MN 5), Bézian à la Romieu (mittl. Orleanium, MN 4b), sowie Pontlevoy-Thenay (oberes Orleanium, MN 5) liegen dagegen zahlreiche Knochen und Zähne zum Vergleich vor. Material von *Prosantorhinus douvillei* befindet sich an folgenden Museen:

Deutschland

München (BSP):

BSP 1993 IX 104, P_3 sinistral, Beaugency-Tavers, als *Prosantorhinus* cf. *germanicus* bestimmt

BSP 1993 IX 103, M^1 dextral, Beaugency-Tavers, als *Prosantorhinus* cf. *germanicus* bestimmt

Frankreich

Paris (MNHN):

Material aus Baigneaux-en-Beauce ist nur als *Prosantorhinus* bestimmt:

MNHN Ba 1750, D^4 dextral
MNHN Ba 1779, D^3 dextral
MNHN Ba 1766, D^3? sinistral
MNHN Ba 1764, D^3 dextral
MNHN Ba 1747, D^3 dextral
MNHN Ba 1765, D^3 dextral
MNHN Ba 1667, Oberkiefer-Bruchstück sinistral mit P^2-M^3

MNHN Tav 82, Oberkiefer-Bruchstück sinistral mit P^2-M^3, „*Diceratherium Douvillei*", Holotyp zu OSBORN (1900: 239, Abb. 6), Beaugency-Tavers

MNHN Tav 80, Unterkiefer-Bruchstück dextral mit P_2-P_4, M_1 fehlt, M_2, M_3, abgebildet von CERDEÑO (1996: 118, Taf. 18, Fig. 2), „*Diceratherium douvillei*", Beaugency-Tavers

MNHN FP 581, Unterkiefer-Bruchstück mit P_2, P_3, D_4, M_1-M_3, *Prosantorhinus douvillei*, Falun Pontlevoy

MNHN FP 1784, Oberkiefer-Bruchstück mit P^2-P^4, „*Diceratherium douvillei*", Collection Bourgeois, Pontlevoy (abgebildet bei CERDEÑO (1996: 115, Taf. 17, Abb. 6)

MNHN FP 2145, D^3 dextral, *Prosantorhinus douvillei*, Pontlevoy

MNHN FP 2076, D^4 dextral, *Prosantorhinus douvillei*, Pontlevoy

Blois (MHNB): Einige Stücke von *Prosantorhinus douvillei* aus Pontlevoy-Thenay ohne Nummern.

Tours (MHNTr): Einige Stücke von *Prosantorhinus douvillei* aus Beaugency-Tavers ohne Nummern.

Lyon (UCBL): FSL 213985, M^2 sinistral (Abguß), „*Diceratherium douvillei*", Chevilly.

Lyon (MHNL): Or 3168, I^1 sinistral (Weibchen ?), *Prosantorhinus*, Baigneaux-en-Beauce; die meisten Stücke ohne Nummer.

Orléans (MSNO): Einige Stücke von *Prosantorhinus douvillei* aus Beaugency-Tavers; alle ohne Nummer.

Weiteres Material der Gattung *Prosantorhinus*, das nicht von der Autorin untersucht wurde, befindet sich an folgenden Museen:

Spanien: Buñol (Valencia, MPV); Artesilla (Zaragoza, MPZ). Portugal: Lissabon (UNL).

Autoren, die *Prosantorhinus douvillei* beschrieben bzw. abgebildet haben

OSBORN (1900: 239) stellt in seinem Werk über die Phylogenie der europäischen Nashörner die neue Art *Diceratherium douvillei* auf, kann sie in ihren stammesgeschichtlichen Beziehungen aber nicht einordnen. Er beschreibt kurz den Holotyp (Oberkiefer-Zahnreihe sinistral mit P^2-M^2) aus dem – wie er meint – Untermiozän der Sables de l'Orléanais (Beaugency-Tavers) und bildet das Stück ab (S. 239, Abb. 6). Der Holotyp befindet sich heute in Paris (MNHN Tav 82). OSBORN widmet den Namen für die neue Art HENRI DOUVILLÉ, dem er zu Dank verpflichtet ist, da OSBORN den Holotyp beschreiben und das Foto des Typusstückes von DOUVILLÉ veröffentlichen durfte.

MAYET (1908) beschreibt kurz einige Stücke von *Diceratherium douvillei* von den Fundstellen Artenay sowie Beaugency-Tavers und bildet den Holotypus (Oberkiefer-Zahnreihe sinistral P^2-M^2, MAYET 1908: 91, Abb. 25) und zwei weitere Stücke dieser Art ab (Oberkiefer-Zahnreihe sinistral P^1-M^3, MAYET 1908: 92, Abb. 26 aus Neuville-aux-Bois; Unterkiefer sinistral P_1-M_3, dextral P_3-M_3, MAYET 1908: 93, Abb. 27 aus Neuville-aux-Bois). Des Weiteren zeigt MAYET Stücke von anderen Fundstellen:

Diceratherium douvillei: I_2 sinistral und dextral (MAYET 1908: Taf. 3, Fig. 2 a,b; Chilleur-aux-Bois)
Diceratherium douvillei: Unterkiefer-Zahnreihe dextral P_2-M_3 (MAYET 1908: Taf. 3, Fig. 4; Neuville-aux-Bois)
Diceratherium douvillei: M^2 sinistral (MAYET 1908: Taf. 3, Fig. 5; Chevilly).

STEHLIN & HELBING (1925: 115) beschreiben ein „*Rh.* sp. III" aus der Collection BOURGEOIS, das odontologisch *Rh.* cf. *brachypus* ähnelt, aber viel kleiner ist. Nach der Meinung der Autoren ist das *Rh.* sp. II aus Pontlevoy identisch mit der kleinen Art aus Baigneaux. Da bei STEHLIN & HELBING (1925) kein Stück von *Rh.* sp. III abgebildet ist, bleibt offen, ob die Art *germanicus* oder *douvillei* gemeint ist. HEIZMANN, GINSBURG & BULOT (1980: 6) geben für die Fundstelle Baigneaux-en-Beauce die Art *Prosantorhinus germanicus* an, ohne näher darauf einzugehen.

ANTUNES & GINSBURG (1983) beschreiben die portugiesischen Rhinocerotiden im Tejo-Becken bei Lissabon : Im späteren Burdigal (IVb) gab es drei Nashorn-Formen, die u.a. auch im mittleren und oberen Burdigal in Frankreich auftreten und *Prosantorhinus* cf. *germanicus* einschließen; im oberen Burdigal (Va) existiert *Prosantorhinus* cf. *germanicus* noch ohne evolutive Veränderungen.

GINSBURG & BULOT (1984: 360ff.) beschreiben die vier miozänen Rhinocerotiden-Arten von Bézian à la Romieu (Gers, MN 4b), zu denen auch *Prosantorhinus germanicus* gehört.

Das Material von Bézian wurde mit den Resten aus Baigneaux-en-Beauce verglichen und an beiden Fundstellen von den Autoren als *Prosantorhinus germanicus* bestimmt. Bei dem von STEHLIN & HELBING (1925: 115) erwähnten „*Rh.* sp. III" handelt es sich nach Meinung von GINSBURG & BULOT (1984: 364) um *Prosantorhinus germanicus*. Das Vorkommen der Gattung *Prosantorhinus* wird von GINSBURG, MAUBERT & TELLES-ANTUNES (1987: 307) in Baigneaux-en-Beauce zwar an zahlreichen Resten bestätigt, um welche Art es sich handelt, bleibt jedoch unklar.

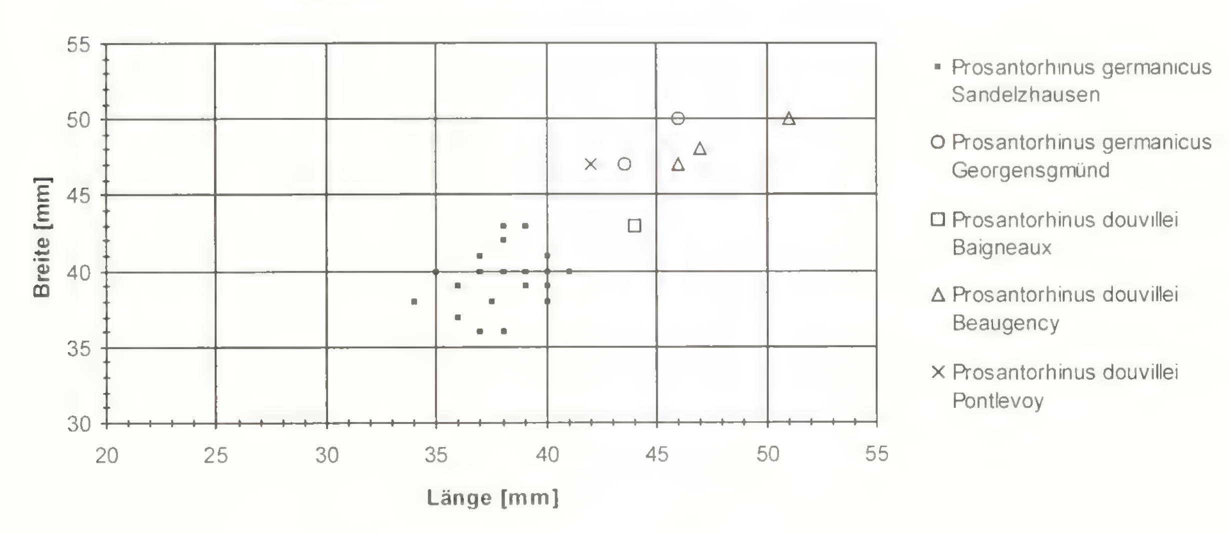
GINSBURG (1990) beschreibt die Faunen von verschiedenen Fundstellen im Loire-Becken und gibt folgende Nashorn-Arten an:

Chitenay (MN 3): *Prosantorhinus* cf. *germanicus*
Chilleurs-aux-Bois und Neuville-aux-Bois (MN 3): ?*Prosantorhinus* cf. *douvillei*
Baigneaux-en-Beauce (MN 4): *Prosantorhinus germanicus*
Beaugency-Tavers (MN 5): *Prosantorhinus douvillei*
Pontlevoy-Thenay (MN 5): *Prosantorhinus douvillei*
Falun de la Touraine (Savigné-sur-Lathan, MN 5): *Prosantorhinus douvillei.*

In seiner Faunenliste des Orléanais gibt GINSBURG (1990: 172) beide *Prosantorhinus*-Arten für die Fundstelle Baigneaux an!

CERDEÑO (1996) zeigt Unterschiede der beiden Arten *germanicus* und *douvillei* auf, ordnet Stücke aus Lissabon und Baigneaux der Art *douvillei* zu.

Diskussion: OSBORN (1900) kann seine neue Art *douvillei* systematisch nicht einwandfrei zuordnen und stellt sie deshalb zu den Diceratheriinae wegen des „crenelierten vorderen Randes des Metalophs" (= Crochet) an den oberen Prämolaren. Ein als mehrfacher Sporn ausgebildetes Crochet ist jedoch nicht das entscheidende Merkmal, um die Art *douvillei* zur Gattung *Diceratherium* zu stellen. Die Gattung *Diceratherium* MARSH, 1875 kommt mit den Arten *armatum*, *niobrarense* und



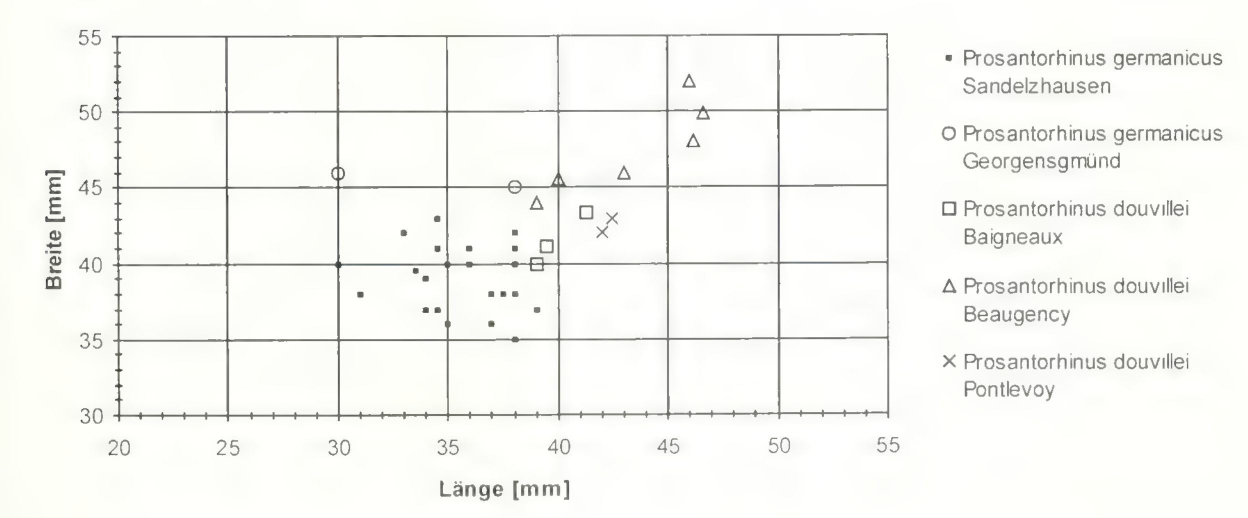


Abb. 48: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei M^2 und M^1 von *Prosantorhinus germanicus* und *Prosantorhinus douvillei* verschiedener Fundstellen.

annectens im Oligozän von Nordamerika vor und besaß zwei nebeneinandersitzende Hörner. Da die Art *douvillei* nur ein nasales Horn aufweist, kann sie nicht mit der Gattung *Diceratherium* in Verbindung gebracht werden. Die Art *douvillei* zeigt hingegen vergleichbare morphologische Merkmale wie die Art *germanicus* (z. B. das crenelierte Crochet und den lingualen Cingulum-Riegel an den oberen Prämolaren sowie die für *Prosantorhinus* typische Anwachsstreifung); *douvillei* kann deshalb als die größere Art der Gattung *Prosantorhinus* bezeichnet werden.

Mayet (1908) übernimmt für seine Stücke aus Neuville-aux-Bois, Artenay, Chevilly und Chilleur-aux-Bois den von Osborn aufgestellten Artnamen *douvillei* und stellt die Art ebenfalls zur Gattung *Diceratherium*, da nur drei Prämolaren im Unterkiefer vorhanden sind, das Crochet der oberen Prämolaren creneliert ist, und die Bezahnung Ähnlichkeit mit der von *Aceratherium* aufweist. Da die Autorin den von Mayet (1908: 93, Abb. 27) abgebildeten Unterkiefer nur aus der Literatur kennt, kann bezüglich des Fehlens des P_1 keine Aussage getroffen werden. Meist fällt der P_1 früh aus, wonach die Alveole wieder zuwächst und der Kieferknochen dadurch den Anschein erweckt als wäre kein P_1 vorhanden gewesen. Mayet zweifelt die systematische Stellung der Art *douvillei* an, kann aber keine bessere Zuordnung treffen und behält den Gattungsnamen *Diceratherium* für *douvillei* bei. Bei den von Mayet gezeigten Abbildungen wird deutlich, daß die Zähne von *douvillei* um einiges größer sind als die von *germanicus.*

Stehlin & Helbing (1925: 115) erwähnen ein „*Rh.* sp. III" aus Pontlevoy, das der kleinen Art in Baigneaux ähnelt. Von diesen beiden Fundstellen ist die Art *douvillei* bekannt; da die Autoren jedoch keine Stücke abbilden, kann bezüglich des erwähnten Nashorns, das odontologisch zwar „*Rh.*" cf. *brachypus* ähnelt, aber viel kleiner ist, keine Aussage getroffen werden.

Antunes & Ginsburg (1983) beschreiben *Prosantorhinus* cf. *germanicus* aus dem Tejo-Becken bei Lissabon. Bei dem von Antunes & Ginsburg (1983: Taf. 2, Fig. 1) abgebildeten rechten M^2 handelt es sich nicht wie angeführt um *Prosantorhinus* cf. *germanicus*, sondern wie bei Zbyszewski (1949: Taf. 1, Fig. 2) richtig als „*Diceratherium* cf. *douvillei*" erwähnt um *Prosantorhinus douvillei*. Das gleiche gilt für den rechten juvenilen Unterkiefer mit D_2-D_4, der bei Antunes & Ginsburg (1983: Taf. 2, Fig. 2) als *Prosantorhinus* cf. *germanicus* abgebildet und bei Zbyszewski (1949: Taf. 2, Fig. 14, 14a) richtig als „*Diceratherium* cf. *douvillei*" = *Prosantorhinus douvillei* gezeigt wird, sowie für den linken P^3, der von Antunes & Ginsburg (1983: Taf. 4, Fig. 2) als *Prosantorhinus* cf. *germanicus* gezeigt und bei Zbyszewski (1949: Taf. 1, Fig. 3) richtig als „*Diceratherium* cf. *douvillei*" = *Prosantorhinus douvillei* abgebildet wird.

Die Autorin ist der Meinung, daß die von Antunes & Ginsburg (1983: 90ff.) angegebenen Zahnmaße von *Prosantorhinus* cf. *germanicus* eher zu denen von Baigneaux, Beaugency und Pontlevoy passen, wo *Prosantorhinus douvillei* vorkommt, so daß es sich im Tejo-Becken wohl eher um die Art *Prosantorhinus douvillei* handeln wird.

Bei den von Ginsburg & Bulot (1984, Taf. 5, Fig. 1-6) abgebildeten Zähnen handelt es sich nach Meinung der Autorin nicht um die Art *germanicus*. Die abgebildeten Zähne zeigen zwar die für *Prosantorhinus* typischen morphologischen Merkmale, sind aber deutlich größer:

I^1 sinistral, Taf. 5, Fig. 1a, b: dieser weibliche I^1 ist wesentlich schmaler und auch kürzer als ein weiblicher I^1 aus Sandelzhausen;

D_2 dextral, Taf. 5, Fig. 4 a-c: der Zahn ist länger und etwas breiter als ein D_2 aus Sandelzhausen;

P_4 dextral, Taf. 5, Fig. 5 a, b: auch dieser Zahn ist etwas größer als ein P_4 aus Sandelzhausen;

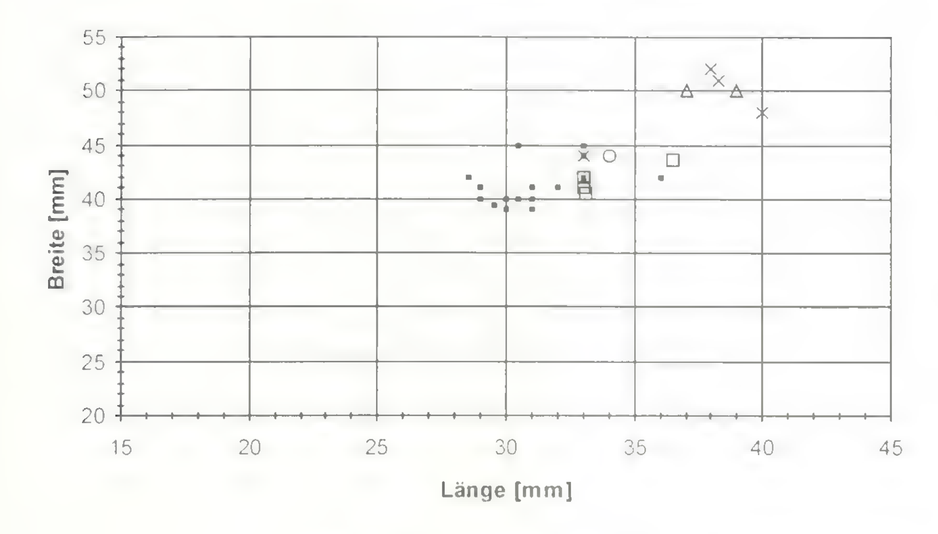
M_3 dextral, Taf. 5, Fig. 6 a, b: der Molar ist größer als die Vergleichsstücke aus Sandelzhausen.

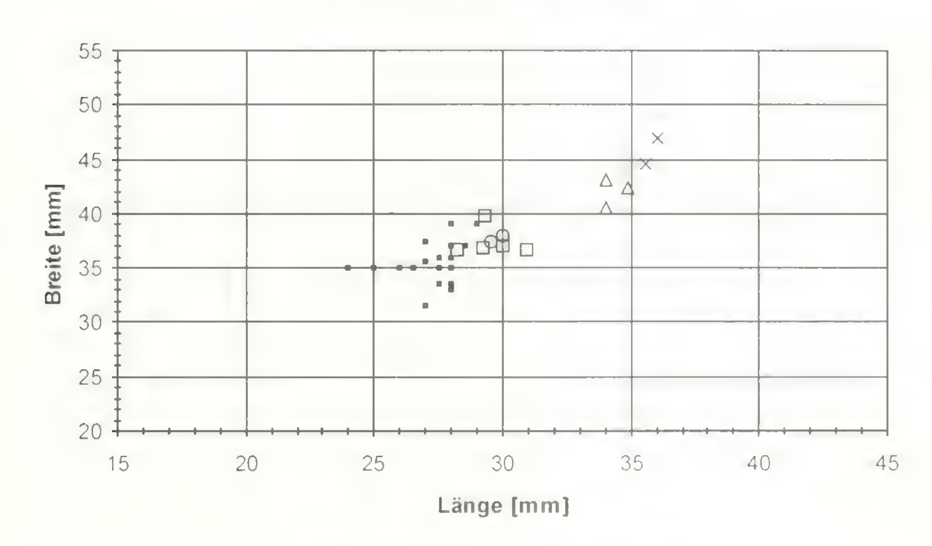
Die Autorin spricht sich deshalb für eine Zuordnung der abgebildeten Zähne zu *Prosantorhinus douvillei* aus; zu welcher Art der I^1 sin (Taf. 5, Fig. 1a, b) zu stellen ist bleibt fraglich, da der Autorin zwar obere weibliche Incisiven aus Sandelzhausen von vergleichbarer Länge wie der abgebildete I^1 bekannt sind, die Stücke aus Sandelzhausen sind jedoch deutlich breiter. Ob *Prosantorhinus douvillei* einen länglichen und sehr schmalen weiblichen I^1 besaß, ist der Autorin nicht bekannt.

Ginsburg, Maubert & Telles-Antunes (1987: 307) erwähnen von Baigneaux-en-Beauce zahlreiche Reste einer kleinen *Prosantorhinus*-Art, die von der Statur *Prosantorhinus germanicus* ähnelt. In Beaugency-Tavers und Pontlevoy-Thenay finden sich Reste einer größeren Art derselben Gattung: *Prosantorhinus douvillei.* Nun wurden in Tavers Stücke gefunden, die denen von Baigneaux gleichen. Die Autoren sehen es als gewagt an, im Material von Beaugency-Tavers nicht eine Mischung beider Arten, sondern eine intermediäre Form zu sehen. Die Autorin ist der Meinung, daß es sich an den Fundstellen Pontlevoy, Baigneaux-en-Beauce und Beaugency-Tavers um die Art *douvillei* handelt, da die Zähne dort zwar vergleichbare morphologische Merkmale zeigen, aber deutlich größer sind.

Ginsburg (1990) gibt für die Fundstellen Chitenay (MN 3) und Baigneaux-en-Beauce (MN 4) die Art *germanicus* und für die Fundstellen Chilleurs-aux-Bois und Neuville-aux-Bois (MN 3), Beaugency-Tavers (MN 5), Pontlevoy-Thenay (MN 5) und Savigné-sur-Lathan (MN 5) die Art *douvillei* an. In seiner Faunenliste gibt Ginsburg (1990: 172) sogar beide *Prosantorhinus*-Arten für Baigneaux an. Zwar hat die Autorin Stücke aus Chitenay, Chilleurs-aux-Bois und Neuville-aux-Bois nicht gesehen, da die Gattung *Prosantorhinus* ab MN 3, die Art *germanicus* jedoch erst ab MN 4 bekannt ist, ist es sehr unwahrscheinlich, daß *germanicus* an den gennaten Fundstellen vorkam. Die Autorin ist eher der Meinung, daß es sich in Neuville um die Art *Diaceratherium aurelianense* handeln könnte, da von dieser Fundstelle ein Metacarpale III von P. O. Antoine (Toulouse, frdl. mdl. Mitt.) dieser Art zugeordnet wurde. Des Weiteren beschreibt Cerdeño (1993) *Diaceratherium aurelianense* von den Fundstellen Neuville und Chilleurs.

In Baigneaux haben die beiden *Prosantorhinus*-Arten – wie von Ginsburg (1990) erwähnt – nach Meinung der Autorin nicht zusammen existiert. Es handelt sich um zwei Arten, die





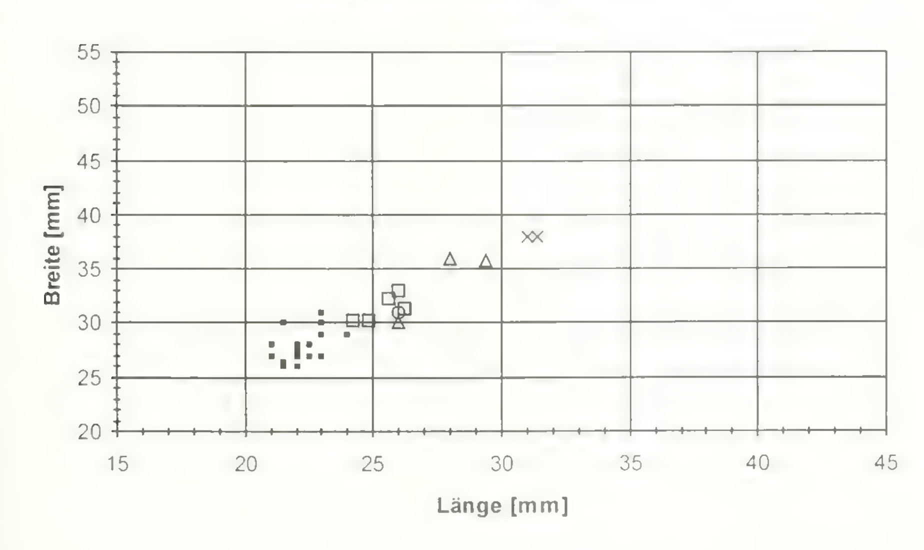


Abb. 49: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei P^4 - P^2 von *Prosantorhinus germanicus* und *Prosantorhinus douvillei* verschiedener Fundstellen.

sich in der Größe und der geographischen Verbreitung unterscheiden, d. h. das Vorkommen von *germanicus* ist auf Deutschland und eventuell auf die französischen Fundorte Savigné-sur-Lathan und Bézian à la Romieu beschränkt, was bei letzteren Fundorten noch nicht eindeutig geklärt ist. Die größere Art *douvillei* kommt hingegen in Westeuropa vor (Frankreich, Spanien, Portugal).

Studien über die Gattung *Prosantorhinus* (CERDEÑO 1996) haben gezeigt, daß die Unterschiede der beiden Arten *germanicus* und *douvillei* am postkranialen Skelett größer sind als an Zahnresten und hauptsächlich Größe und Proportionen betreffen. Material, das zuerst als „*Diceratherium douvillei*" und *Gaindatherium rexmanueli* ANTUNES & GINSBURG, 1983 bestimmt wurde, genauso wie einige Stücke, die als *Diaceratherium aurelianense* (NOUEL, 1866) bei Lissabon bestimmt wurden, werden von CERDEÑO (1996) als *Prosantorhinus douvillei* betrachtet. Auch Reste aus Baigneaux, die zuerst *Prosantorhinus germanicus* zugeordnet wurden, werden von CERDEÑO (1996) ebenfalls als *Prosantorhinus douvillei* berücksichtigt.

Die Autorin stimmt der Meinung von CERDEÑO (1996) aus den oben schon diskutierten Gründen zu, kann jedoch bezüglich des von CERDEÑO erwähnten postcranialen Skelettes keine Aussage treffen. Abschließend kann festgehalten werden, daß der Gattung *Prosantorhinus* zwei Arten zugeordnet werden können, die sich in der Größe und der geographischen Verbreitung unterscheiden, d. h. *germanicus* ist auf Fundorte in Deutschland beschränkt, die größere Art *douvillei* kommt in Frankreich, Spanien und Portugal vor; die morphologischen Merkmale der Zähne beider Arten sind vergleichbar, *douvillei* zeigt hingegen größere metrische odontologische Werte.

Die umstrittene systematische Stellung der Art *tagicus* ROMAN, 1907: *Ceratorhinus tagicus*, *Prosantorhinus tagicus*, *Dicerorhinus tagicus*, *Diceratherium minutum*, *Protaceratherium tagicum*

Meinungen verschiedener Autoren im historischen Überblick:

• ROMAN (1907: 42, Taf. 3, Fig. 1) stellt anhand einer fast kompletten Oberkiefer-Bezahnung (P^2-M^3 dextral und P^3-M^3 sinistral) eines Nashorns von kleiner Größe aus Horta das Tripas (bei Lissabon, Portugal) die neue Art *Rhinoceros (Ceratorhinus?) tagicus* nov. sp. auf. Nach ROMAN gehört *Rh. tagicus* einer ganz anderen Gruppe an als *Rh. minutus* und er stellt deshalb die Art *tagicus* zur „benachbarten" Form *Rh. sansaniensis*. Ein Abguß des Holotypus von ROMAN aus Horta das Tripas (MN 3) befindet sich in Lyon (UCBL), das Original wird in Lissabon (CSGP) aufbewahrt.

• MAYET (1908: 113ff., Taf. 2, Fig. 5, 6) erwähnt *Rhinoceros (Ceratorhinus ?) tagicus* ROMAN mit dem Zusatz: race *ligericus*; dieses kleine Tier ist aus den unteren Teilen des Orléanais, Suèvres und Chitenay bekannt. Laut MAYET ähnelt das kleine Nashorn aus dem Orléanais der Art *Ceratorhinus tagicus* aus der Umgebung Lissabons; die portugiesische Art ist jedoch noch etwas kleiner. MAYET bestimmt das Nashorn aus Selles-sur-Cher auch als *Ceratorhinus tagicus*. Er bildet des Weiteren ein rechtes Unterkiefer-Fragment mit P_4-M_3 aus Chitenay als *Ceratorhinus tagicus*, race *ligericus* ab (Taf. 1, Fig. 7); das Stück befindet sich heute in Lyon (UCBL).

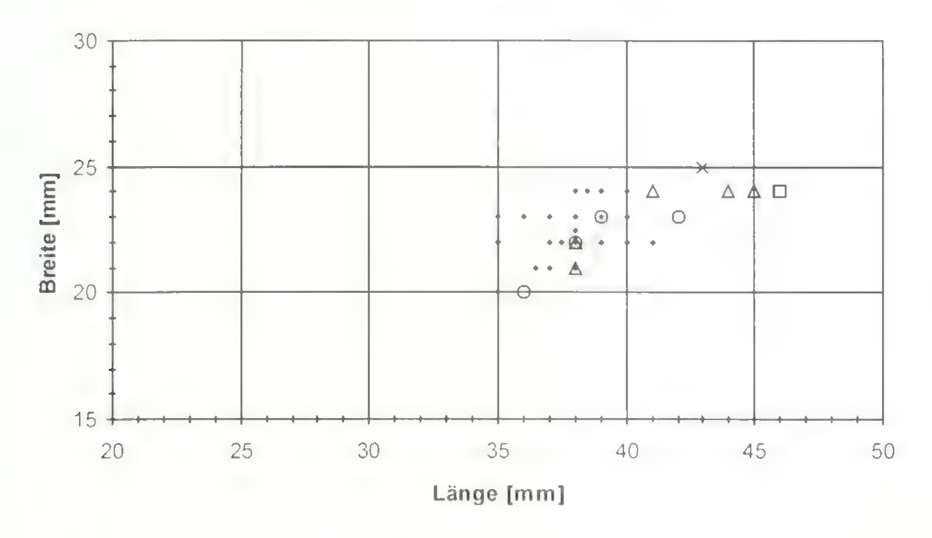
• WANG (1928: 205) äußert, daß von der Gattung *Dicerorhinus* mehrere Arten vorhanden, die überall bekannten aber nur *germanicus* und *simorrensis* sind. Die Vorläufer dieser beiden Arten sind, wie ROMAN (1912, 1914 und 1924) festgestellt hat, *tagicus* (ROMAN 1910: 3; 1912, Taf. 8, Fig. 4; MAYET 1908: 116, Abb. 41) und *tagicus* mutatio *ligerica* (MAYET 1908, Taf. 2, Fig. 5; ROMAN 1912: 73, Abb. 21). Nach WANG sind diese beiden Formen so stark verschieden, wie auch ROMAN (1912: 63) bemerkt hat, daß sie von WANG – wie *germanicus* dem *simorrensis* gegenübergestellt – in zwei Arten unterteilt werden: *tagicus* und *ligericus*. Die unteren P_1 sind bei *germanicus* und *tagicus* schon sehr reduziert. WANG erwähnt als Vorläufer der Art *tagicus* die Art *germanicus*.

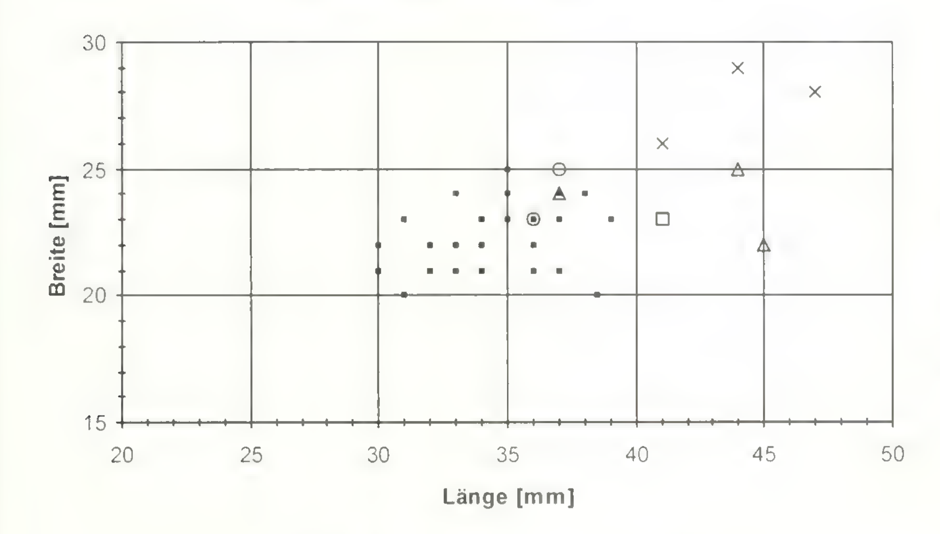
• ROMAN & VIRET (1934) geben *Ceratorhinus tagicus* aus La Romieu an (Taf. 9, Fig. 9-11) und bemerken, daß die metrischen Zahnmerkmale denen von *Ceratorhinus tagicus* des Aquitans von Budenheim ähneln. In der Tabelle S. 66 wird die stratigrafische Verbreitung von *Ceratorhinus tagicus* mit „unteres Burdigal – unteres Vindobon ?" angegeben. Der von ROMAN & VIRET gezeigte obere Incisiv (Taf. 9, Fig. 11) befindet sich heute in Lyon (UCBL 320217) und wurde auf verschiedenen Beizetteln einmal als *Ceratorhinus tagicus* und auch als *Prosantorhinus germanicus* bestimmt.

• Nach HEISSIG (1972: 69) läßt sich das Oberkiefergebiß des Holotypus von „*Dicerorhinus tagicus*" (ROMAN, 1907) sehr gut an *Prosantorhinus* anschließen. Alle Zähne von „*Dicerorhinus tagicus*" sind laut HEISSIG zwar erheblich kleiner als die von *Prosantorhinus germanicus*, dennoch hat der Holotypus von *tagicus* laut HEISSIG denselben Typ der Außenwand und des Cingulums wie *Prosantorhinus germanicus*. HEISSIG ordnet der Gattung *Prosantorhinus* zwei Stammlinien zu, deren eine die Arten *tagicus* und *germanicus*, die andere die Art *douvillei* umfaßt.

• GINSBURG & TELLES-ANTUNES (1979) beschreiben die Nashörner des unteren und mittleren Miozäns bei Lissabon: Im Tejo-Becken (Ober-Aquitan) wurde seit der Fauna von Horta das Tripas, die von ROMAN (1907) genannt wird, kein Nashorn mehr gefunden. Die Autoren bezeichnen das kleine Nashorn aus dieser Fauna, das in Europa in diesem Niveau zum ersten Mal durch Migration erscheint, als *Prosantorhinus tagicus*. Die im Mittelburdigal gut repräsentierte Form *Prosantorhinus douvillei* ist, nach Meinung der Autoren, sehr wahrscheinlich durch Evolution vor Ort aus *Prosantorhinus tagicus* hervorgegangen.

• GINSBURG, HUIN & LOCHER (1981) beschreiben die Gattung *Protaceratherium minutum* (CUVIER, 1822) aus dem Unter-Miozän von Beilleaux. Nach der Diagnose der Autoren handelt es sich um ein *Aceratherium* von geringer Größe, bei dem ein Crochet an den Prämolaren und besonders Molaren vorhanden ist. GINSBURG, HUIN & LOCHER diskutieren auch die Meinungen und Bestimmungen früherer Autoren: Ein Schneidezahn aus Chitenay, abgebildet von MAYET (1908: 113, Abb. 38) als *Ceratorhinus tagicus* race *ligericus*, scheint ein männlicher Schneidezahn von *Protaceratherium minutum* zu sein.





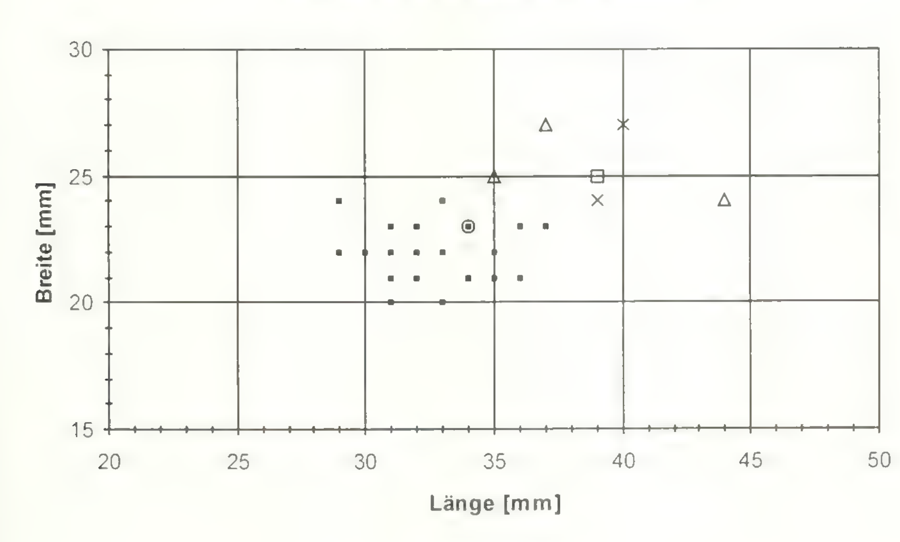


Abb. 50: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei M_1 - M_3 von *Prosantorhinus germanicus* und *Prosantorhinus douvillei* verschiedener Fundstellen.

- Antunes & Ginsburg (1983) überarbeiten nochmals die systematische Stellung der Art *tagicus*, führen Meinungen anderer Autoren auf und ordnen die Art *tagicus* der Gattung *Protaceratherium* zu. Der Gattungsname *Protaceratherium* wurde von Abel (1910) anhand des *„Rhinoceros" minutus* Cuvier aufgestellt.

- Prothero, Guerin & Manning (1989) äußern sich nur kurz zur *Dicerorhinus*-Gruppe, einer wichtigen Nashorn-Linie im europäischen Miozän. Sie vermuten, daß diese Linie aus der spärlich bekannten Art *„Ceratorhinus tagicus"* (Roman) entstanden sein könnte, einem Taxon, das dringend einer Revision bedarf. Die stratigrafische Verbreitung dieser Art erstreckt sich vom unteren Aquitan bis zum oberen Burdigal und einige Stücke des Materials, die dieser Art zugeordnet wurden, stellte man zu den Gattungen *Protaceratherium* und *Prosantorhinus*. Der erste unzweifelhafte *Dicerorhinus* ist nach Meinung der Autoren das mittelgroße, brachydonte *Dicerorhinus sansaniensis* (= *Lartetotherium sansaniense*).

- Nach Cerdeño (1996) ist *„Prosantorhinus" tagicus* (= *„Ceratorhinus" tagicus*, = *Protaceratherium tagicum*) ein Synonym zu *Protaceratherium minutum*.

Diskussion: Bei der Art *tagicus* handelt es sich um eine Form, bei der nur der Holotyp aus Horta das Tripas (MN 3) eindeutig zu dieser Art gestellt werden kann. Die von den Autoren im historischen Überblick beschriebenen Stücke gehören meist zu *Protaceratherium minutum*. Die Autorin hat zwar nur zeitgleiche Formen mit *Prosantorhinus germanicus* verglichen und deshalb keine Stücke von *tagicus* bearbeitet, dennoch wird *tagicus* anhand der Meinungen aus der Literatur diskutiert, da die Art auch in Verbindung mit der Gattung *Prosantorhinus* von Heissig (1972) erwähnt wird.

Roman (1907) ist der Meinung, daß das kleine Nashorn aus Portugal nichts mit *Rh. minutus* gemein hat und stellt seine neue Art *tagicus* deshalb zur „benachbarten" Form *Rh. sansaniensis*. Die Autorin kann dieser Aussage nicht zustimmen, da diese beiden Formen nicht nur stratigraphisch und geographisch eine unterschiedliche Verbreitung zeigen, sondern auch in den morphologischen und metrischen Merkmalen deutlich differieren. Außerdem wird die Art *tagicus* nach neuesten Erkenntnissen den Aceratherinen (u.a. wegen der starken lingualen Cingulum-Leiste an den oberen Prämolaren), die Art *sansaniensis* jedoch den Rhinocerotinen zugeordnet.

Wang (1928) äußert sich bezüglich stammesgeschichtlicher Beziehungen zu den Arten *germanicus* und *simorrensis*: Seiner Meinung nach sind die wichtigsten Arten der Gattung *Dicerorhinus* die Formen *germanicus* und *simorrensis*. Diese Ansicht kann die Autorin nicht teilen, da nach neuesten Erkenntnissen (vgl. 3.3.13) die Art *simorrensis* der Gattung *Alicornops* und somit den Aceratherinen zugeordnet werden kann. Wang erwähnt als Vorläufer der Art *tagicus* die Art *germanicus*; auch diese Ansicht kann die Autorin nicht vertreten, da *germanicus* aus dem Mittelmiozän bekannt ist und *tagicus* in MN 3 von Portugal auftritt.

Der von Roman & Viret (1934, Taf. 9, Fig. 11) abgebildete linke obere weibliche Incisiv von *Ceratorhinus tagicus* aus La Romieu ähnelt metrisch und morphologisch sehr stark den weiblichen oberen I¹ von *Prosantorhinus germanicus* aus Sandelzhausen. Die Autorin vermutet, daß der abgebildete Zahn von Roman & Viret falsch bestimmt wurde und es sich um einen weiblichen I¹ der aus La Romieu (MN 4b) bekannten Art *Prosantorhinus douvillei* handelt. Ob weibliche obere I¹ von *douvillei* und *germanicus* so starke Ähnlichkeiten aufweisen, kann die Autorin nicht bestätigen, da ihr keine weiblichen I¹ von *douvillei* bekannt sind; da beide Arten zur gleichen Gattung gehören, wird dies jedoch vermutet.

Nach Heissig (1972: 69) läßt sich das Oberkiefergebiß des Holotyps von *„Dicerorhinus tagicus"* sehr gut an *Prosantorhinus* anschließen. Laut Heissig hat der Holotypus denselben Typ der Außenwand und des Cingulums wie die Prämolaren und Molaren von *germanicus*. Heissig deutet – außer dem Auftreten einer Crista an den Prämolaren – alle diese Merkmale als primitiv und ordnet der Gattung *Prosantorhinus* zwei Stammlinien zu, deren eine die Arten *tagicus* und *germanicus*, die andere die Art *douvillei* umfaßt. Heissig weist jedoch auch daraufhin, daß sich die Ähnlichkeiten von *germanicus* nur auf den Holotypus von *tagicus* beziehen, von dem nur die oberen Backenzähne bekannt sind. Heissig (1972: 69): „Fast alle Formen anderer Lokalitäten, insbesondere älter als Burdigal, die zu dieser Art gestellt wurden, haben außer der geringen Größe keine gemeinsamen Merkmale. Meist handelt es sich um *Protaceratherium minutum* (Cuvier, 1822)." - Die Autorin bestätigt, daß die von Heissig aufgezeigten Ähnlichkeiten des Holotyps von *tagicus* mit *Prosantorhinus germanicus* erkennbar sind, ist jedoch nicht der Meinung, daß die Art *tagicus* zur Gattung *Prosantorhinus* (bekannt in MN 3 - MN 7/8?) gestellt werden kann. Die Art *tagicus* ist deutlich kleiner als *germanicus*; letztere Art gehört zu den Teleoceratinen.

Ginsburg & Telles-Antunes (1979) bezeichnen das kleine Nashorn aus der Fauna des unteren und mittleren Miozäns von Lissabon als *Prosantorhinus tagicus*. Nach Meinung der Autoren ist die im Mittelburdigal gut repräsentierte Form *Prosantorhinus douvillei* durch Evolution vor Ort aus *Prosantorhinus tagicus* hervorgegangen. Aus den schon zuvor genannten Gründen ist die Autorin nicht der Meinung, daß die Art *tagicus* zur Gattung *Prosantorhinus* gestellt werden kann.

Ginsburg, Huin & Locher (1981) beschreiben die Gattung *Protaceratherium minutum* (Cuvier, 1822) aus dem Untermiozän von Beilleaux als ein *Aceratherium* von geringer Größe und stellen die Nashörner von Selles-sur-Cher, Budenheim, Ulm, Pechbonnieu und Laugnac zur selben Art. Die Autoren sind nicht der Meinung, daß die von Roman (1907) aufgezeigten Gemeinsamkeiten von *„Rh." (Ceratorhinus) tagicus* und *„Rh." (Ceratorhinus) sansaniensis* berechtigt sind. Ginsburg, Huin & Locher bestätigen zwar, daß zwischen beiden Arten im Zahnbau ein paar Ähnlichkeiten allgemeiner Natur bestehen, daß diese Merkmale jedoch bei zahlreichen Nashorn-Gattungen – besonders bei Aceratherinen – auftreten.

Bezüglich der von Ginsburg, Huin & Locher genannten Fundstellen von *Protaceratherium minutum* kann sich die Autorin nicht äußern, da sie keine Stücke dieser Lokalitäten gesehen hat. Sie ist jedoch der Meinung, daß sich *„Rh." tagicus* klar von *„Rh." sansaniensis* sowie vom rezenten Sumatra-

nashorn durch das Vorhandensein eines lingualen Cingulums unterscheidet, das *Lartetotherium sansaniense* fehlt. Des Weiteren ist *sansaniense* in MN 4 - MN 9 bekannt und kann deshalb nicht (wie von ROMAN 1907 vorgeschlagen) in Verbindung mit der kleinen Art *tagicus* gebracht werden. Laut GINSBURG, HUIN & LOCHER sind die Stücke aus Beilleaux deutlich getrennt von der Gattung *Prosantorhinus*. Diese Gattung, ebenfalls von kleiner Statur, ist nach Meinung der Autoren durch ihren Skelettbau leicht von *Protaceratherium* zu unterscheiden: *Prosantorhinus* ist näher mit *Brachypotherium* verwandt und der Astragalus ist quer-gestreckt, wohingegen der von *Protaceratherium* – wie der bei allen Aceratherinen – kürzer ausgebildet ist. Da sich die Autorin nicht mit dem postcranialen Skelett beschäftigt hat, kann die Aussage von GINSBURG, HUIN & LOCHER weder bestätigt noch abgewiesen werden.

Synonymie-Liste von *Protaceratherium tagicum* aus GINSBURG, HUIN & LOCHER (1981: 6):

1907 *Rhinoceros (Ceratorhinus ?) tagicus* nov.sp. – ROMAN: 42, Taf. 3, Fig. 1.
1912 *Ceratorhinus tagicus* ROMAN – ROMAN: 70.
1949 *Ceratorhinus tagicus* ROMAN – ZBYSZEWSKI: 7.
1960 *Dicerorhinus tagicus* (ROMAN) – ANTUNES: 258, Tafel.
1969 *Dicerorhinus tagicus* (ROMAN) – ANTUNES: Quadro I.
1971 *Dicerorhinus tagicus* (ROMAN) – ANTUNES: est. II.
1972 *Brachypodella tagica* (ROMAN) – HEISSIG: 69-70.
1973 *Dicerorhinus tagicus* ROMAN – ANTUNES et al.: 2313.
1979 *Prosantorhinus tagicus* (ROMAN); GINSBURG & ANTUNES: 493.

Die Typus-Stücke der Art von der Lokalität Hortas das Tripas, die von ROMAN untersucht wurden, sind nicht nur die einzigen aus dem Tejo-Becken, sondern auch die einzigen, die von der Art überhaupt bekannt sind. Tatsächlich gehören nach Meinung von GINSBURG, HUIN & LOCHER alle Stücke aus dem restlichen Europa, die von ROMAN *tagicus* zugeschrieben wurden, unzweifelhaft zu einer benachbarten Art: *Protaceratherium minutum*; die Gattung umfaßt nur diese beiden Arten.

ANTUNES & GINSBURG (1983) untersuchen nochmals das Typusmaterial von CUVIER und bestätigen die Diagnose ihrer Vorgänger. Nicht nur die Stücke aus Budenheim und Selles-sur-Cher werden von ANTUNES & GINSBURG *Protaceratherium* zugesprochen, sondern auch der von ROMAN (1912: Abb. 20) abgebildete Oberkiefer aus Ulm. *Protaceratherium minutum* ist nach Meinung der Autoren ein typischer Aceratherine: Die feinen verlängerten Nasalia, die langen schmalen Extremitäten und das Fehlen des vierten Fingers sprechen dafür. Laut HEISSIG (freundl. mündl. Mitt. 1998) spricht das Fehlen des vierten Fingers eher gegen eine Einordnung in die Aceratherinen; der vierte Finger kann, muß aber nicht fehlen.

ANTUNES & GINSBURG beschreiben die generellen Merkmale der oberen Prämolaren, die an beiden Arten sichtbar sind: P^2 und P^3 haben einen rechteckigen Umriß, ein linguales Cingulum ist vorhanden, Protoconus und Hypoconus sind gewöhnlich als Brücke verbunden, Vorhandensein einer Crista, die häufig mit dem Crochet verbunden ist, der Protoconus ist mehr entwickelt als der Hypoconus. Bei den oberen Molaren: Crochet lang und dünn an M^1 und M^2, kürzer am M^3. Nach Meinung der Autoren unterscheidet sich *Protaceratherium tagicum* von *Protaceratherium minutum* durch seine gewöhnlich kleinere Statur, seinen kürzeren P^1 und das Zurücktreten des lingualen Cingulums am Protoconus von P^3 und P^4 von *Protaceratherium minutum*. Des Weiteren behaupten ANTUNES & GINSBURG, daß *P. minutum* und die Stücke aus Lissabon allgemein eine Crista an den Prämolaren zeigen, und die Crista eine Element ist, das bei *Prosantorhinus* nicht existiert. Für die Stücke aus Sandelzhausen ist diese Behauptung falsch, da bei *Prosantorhinus germanicus* eine Crista vorhanden ist und am P^3 und P^4 häufiger auftritt als bei den Molaren; am P^2 und am P^1 fehlt sie dagegen immer.

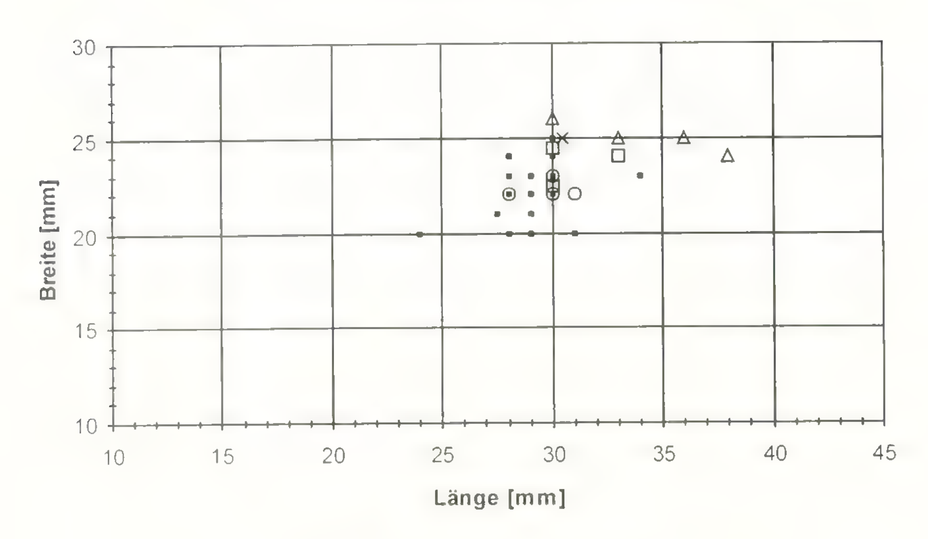
Die Gattung *Protaceratherium* erscheint nach ANTUNES & GINSBURG (1983) mit *Protaceratherium minutum* zum ersten Mal an den Lokalitäten von Pechbonnieu und Cintegabelle und läßt sich nachweisen im Unter-Aquitan von Paulhiac, im Ober-Aquitan von Laugnac und im unteren und mittleren Burdigal (Artenay). *Protaceratherium tagicum* (ROMAN) aus dem Unter-Burdigal von Lissabon ist nach Meinung der Autoren eine Form, die sich von Anbeginn der ersten Protaceratherien vor Ort weiterentwickelt hat.

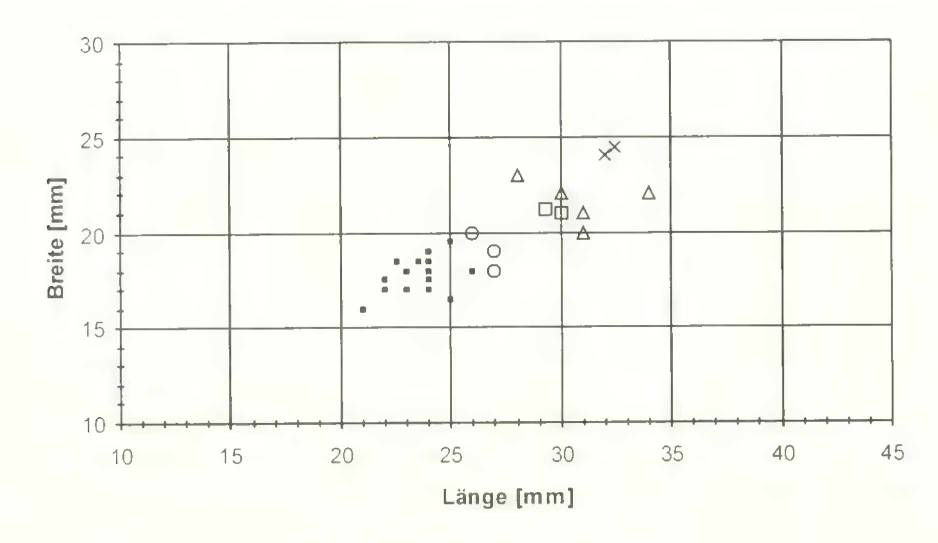
Abschließend kann gesagt werden, daß die Art *tagicus* anhand der diskutierten Punkte weder zu den Gattungen *Ceratorhinus*, *Dicerorhinus* noch *Prosantorhinus* (trotz Ähnlichkeit mit dem Holotyp) gestellt werden kann, sondern nach neuesten Erkenntnissen den Aceratherinen, d. h. der Gattung *Protaceratherium* zugeordnet wird. Wie schon von CERDEÑO (1996) erwähnt, stellt *Protaceratherium tagicum* ein Synonym zu *Protaceratherium minutum* dar. Zur zeitlichen und geographischen Verbreitung siehe ANTOINE & DURANTHON (1997).

Auswertung der Diagramme der Vergleichsfundstellen (Abb. 48-51)

M^1/M^2: Die Sandelzhausener M^1 und M^2-Werte sind recht einheitlich, die einzelnen Zahnpositionen lassen sich anhand der Breitenwerte nicht unterscheiden, differieren aber in den Längenwerten. Die M^2 und noch deutlicher die M^1 der etwas älteren Fundstelle Baigneaux (*Prosantorhinus douvillei*) kommen den Sandelzhausener Werten am nächsten. Die M^1 und M^2 der etwas jüngeren Fundstelle Pontlevoy (*Prosantorhinus douvillei*) sind länger und breiter als die von Sandelzhausen. Deutlich unterschiedlich, d. h. nicht nur größer als die Sandelzhausener M^1 und M^2, sondern auch als die der anderen Fundstellen, sind die Werte der mit Sandelzhausen etwa zeitgleichen Fundstelle Beaugency. Die M^2-Werte der Typ-Lokalität Georgensgmünd sind deutlich von denen aus Sandelzhausen getrennt und reihen sich in die Werte von *douvillei* aus Pontlevoy und Beaugency ein; die M^1-Werte aus Georgensgmünd gleichen den Sandelzhausener Werten, sind jedoch breiter als diese.

P^4-P^2: Bei den oberen Prämolaren ändern sich die Werte der Vergleichsfundstellen: die P^4-P^2 aus Sandelzhausen besitzen sehr einheitliche Werte, die einzelnen Zahnpositionen lassen sich gut unterscheiden und die Werte der Fundstelle Baigneaux sind zwar etwas größer, liegen aber dennoch nahe bei denen von Sandelzhausen. Bei P^4-P^2 zeigen jedoch nicht die Zähne aus Beaugency die größten Werte, sondern die Prämolaren aus Pontlevoy sind besonders bei P^3 und P^2 deutlich von den übrigen Werten getrennt. Die Werte der oberen





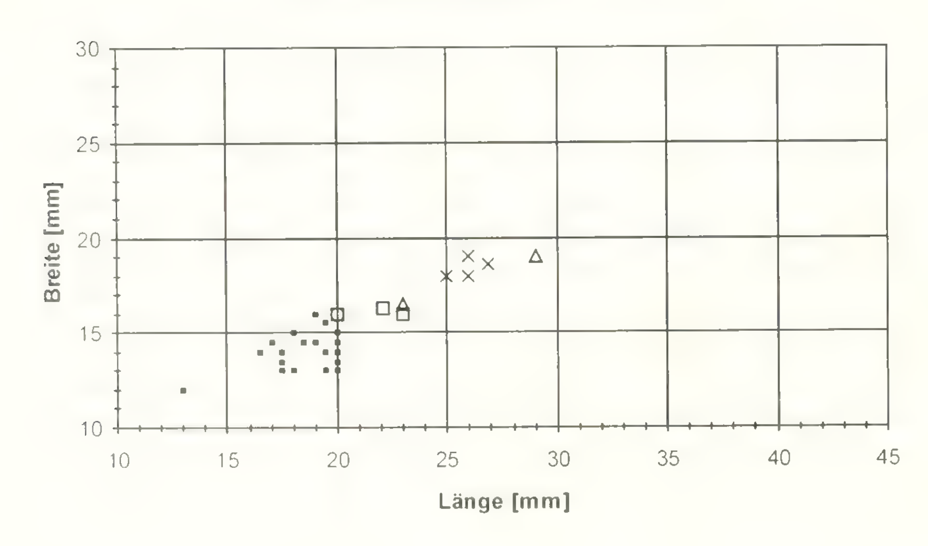


Abb. 51 Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei P_4 - P_2 von *Prosantorhinus germanicus* und *Prosantorhinus douvillei* erschiedener Fundstellen

Prämolaren aus Georgensgmünd liegen nahe bei denen aus Baigneaux und Sandelzhausen.

M_3-M_1: Die Beobachtungen an den oberen Backenzähnen lassen sich nicht auf die unteren projizieren. Offenbar sind bei den einzelnen Arten der verschiedenen Fundstellen zwischen oberen und unteren Zähnen innerartlich verschiedene Tendenzen festzustellen, d. h. sind z. B. die metrischen Werte der oberen Backenzähne aus Baigneaux eng mit denen von Sandelzhausen verknüpft, so liegen sie bei den unteren Backenzähnen weit außerhalb (besonders der M_3 aus Baigneaux ist von allen Fundstellen der größte Zahn). Die M_3-Werte von Beaugency und Georgensgmünd liegen nahe bei denen von Sandelzhausen und Pontlevoy; die M_2-Werte unterscheiden sich wieder deutlich: Hier sind Georgensgmünd und Baigneaux eng mit Sandelzhausen verknüpft, Beaugency zeigt größere Werte und Pontlevoy liegt deutlich getrennt. Die M_2-Werte aus Sandelzhausen variieren stark in der Länge. Die M_1-Werte der verschiedenen Fundstellen liegen recht nahe zusammen, die Werte aus Sandelzhausen und Georgensgmünd sind jedoch die kleinsten.

P_4-P_2: Bei den unteren Prämolaren zeigen sich wieder einheitlichere Werte: die einzelnen Zahnpositionen aus Sandelzhausen lassen sich gut unterscheiden, die Werte aus Baigneaux sind denen aus Sandelzhausen am nächsten. Bei P_4 zeigt jedoch Beaugency die größten Werte, bei P_3 Pontlevoy.

Insgesamt läßt sich kein Größentrend an den Zähnen der verschiedenen Fundstellen erkennen, zum einen, da von den Vergleichsfundstellen pro Zahnposition zu wenige Werte vorliegen und zum anderen, da die Variabilität eventuelle Tendenzen überlagert. Nur anhand dieser Werte kann keine klare Aussage getroffen werden; die Morphologie muß bei jeder Zahnposition mit berücksichtigt werden.

Je nach Zahnposition stammen die größten Werte einmal von der Fundstelle Pontlevoy (am jüngsten) oder von Beaugency (zeitgleich mit Sandelzhausen). Die Werte der Fundstelle Baigneaux (am ältesten) liegen denen von Sandelzhausen bei fast allen Diagrammen am nächsten. Bis auf die oberen M^2 liegen die Zahnmaße aus Georgensgmünd im Wertebereich von Sandelzhausen, was bedeutet, daß es sich dort eindeutig um die Art *germanicus* handelt. Die Werte von Sandelzhausen sind auf fast allen Zahnpositionen die kleinsten, d. h. es kann davon ausgegangen werden, daß es sich bei *Prosantorhinus germanicus* aus Sandelzhausen um eine kleinere Lokalform handelt, die sich in den morphologischen Merkmalen so gut wie nicht, jedoch anhand der metrischen Merkmale von der französischen Art *douvillei* unterscheiden läßt. Die größte Variabilität zeigen die hier nicht in Diagrammen aufgeführten oberen männlichen und weiblichen Incisiven von *Prosantorhinus germanicus* aus Sandelzhausen. Bei den Backenzähnen ist die Variabilität bei den oberen M^1 und den unteren M_2 am größten.

3.2 *PLESIACERATHERIUM FAHLBUSCHI* (HEISSIG, 1972)

3.2.1 Allgemeiner Überblick zur Gattung *Plesiaceratherium* YOUNG, 1937

Unterfamilie: Aceratheriinae DOLLO, 1885.

Tribus: Aceratherini DOLLO, 1885.

Synonymie:

1937 *Plesiaceratherium* YOUNG: 215, 216, 218, Abb. 4(2-6), 5, 6.
non 1937 *Plesiaceratherium* YOUNG: 215, Abb. 4(1).
1955 *Dromoceratherium* CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS: 152, Taf. 2, Fig. 4-5, Taf. 3, Fig. 1-2; Taf. 4, Fig. 1.

Typusart: *Plesiaceratherium gracile* YOUNG, 1937.

Weitere Arten:

Plesiaceratherium platyodon (MERMIER, 1895)
Plesiaceratherium mirallesi (CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS, 1955)
? *Plesiaceratherium lumiarense* (ANTUNES & GINSBURG, 1983)
Plesiaceratherium fahlbuschi (HEISSIG, 1972)

Stratigraphische Verbreitung: oberes Orleanium bis unteres Astaracium (oberes Unter-Miozän bis unteres Mittel-Miozän) MN 4 - MN 6.

Geographische Verbreitung: Zentral- und Westeuropa (Deutschland, Frankreich, Spanien, Portugal); Asien (VR China).

Original-Diagnose: YOUNG 1937: 223.

Diagnose (Neufassung): DEFA 1983: 143.

Revidierte Diagnose: DEFA & HEISSIG 1986: 84.

Zahnformel: $\frac{1?03}{1-2?03}$ (juvenil) $\frac{1043}{1-2?043}$ (adult)

3.2.2 Allgemeiner Überblick zur Art *Plesiaceratherium fahlbuschi*

Synonymie:

? 1934 *Aceratherium* aff. *platyodon* MERMIER – ROMAN & VIRET: 29ff., Taf. 8, Fig. 1, 2, 5, 6; Taf. 9, Fig. 1, 3, 7.
non 1934 *Aceratherium* aff. *platyodon* MERMIER – ROMAN & VIRET, Taf. 8, Fig. 3, 4; Taf. 9, Fig. 3, 6.
v* 1972 *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* – HEISSIG: 59, Abb. 1, 2; Taf. 3.
? 1980 *Aceratherium* sp. KAUP – HEIZMANN, GINSBURG & BULOT: 4.
? 1980 *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* HEISSIG – HEIZMANN, GINSBURG & BULOT: 6.
1983 *Aceratherium fahlbuschi* (HEISSIG) – ANTUNES & GINSBURG: 29-30.
v 1984 *Plesiaceratherium fahlbuschi* – HEISSIG: 64 ff., Abb. 140, 146, 147, 155, 156.
v 1986 *Plesiaceratherium fahlbuschi* HEISSIG – DEFA & HEISSIG: 84ff., Abb. 1, 3b.
1989 *Dromoaceratherium fahlbuschi* (HEISSIG) – PROTHERO & SCHOCH: 331.

Holotypus: Schädel (München, BSP 1959 II 400), Heissig (1972: 59, Abb. 1, 2; Taf. 3, Fig. 1).

Paratypen (alle München, BSP): Symphysenbruchstück mit beiden I_2, BSP 1959 II 403; I^1 sin., BSP 1959 II 402, Heissig 1972: 82, Abb. 3; Untere Zahnreihe P_3 - M_3 dex, BSP 1959 II 401, Heissig 1972: 82, Abb. 2.

Locus typicus: Sandelzhausen

Stratum typicum: OSM, „Ältere Serie", MN 5

Stratigraphische Verbreitung: oberes Orleanium bis tiefes Astaracium (oberes Untermiozän bis Mittelmiozän) MN 5 - MN 6

Geographische Verbreitung: Zentral- und Westeuropa (Deutschland, Frankreich)

Original-Diagnose: Heissig (1972: 60).

Revidierte Diagnose: Deta & Heissig (1986: 84).

3.2.3 Historischer Überblick zu *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Heissig, 1972)

Heissig (1972) liefert eine erste grundlegende Beschreibung der Rhinocerotidae von Sandelzhausen und stellt für das dort vorkommende *Aceratherium* mit der Untergattung *Dromoceratherium* die Art *fahlbuschi* auf. Er beschreibt den Holotypus und die Paratypen und vergleicht *fahlbuschi* mit anderen Arten.

Heizmann, Ginsburg & Bulot (1980: 4) erwähnen in ihrer Faunenliste der Fundstelle Langenau 1 die Gattung *Aceratherium* sp.. Dieselben Autoren beschreiben in ihrer Veröffentlichung (1980: 6) auch die Fundstelle Bézian à la Romieu (Frankreich) und nennen in der Faunenliste die Art *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi.*

In ihrer Arbeit über die miozänen Rhinocerotiden von Lissabon vergleichen Antunes & Ginsburg (1983: 29, 30) die dort auftretenden Arten *Aceratherium platyodon* und *Aceratherium lumiarense* mit der weiter entwickelten Form *Aceratherium fahlbuschi*, bei der die oberen Prämolaren stärker molarisiert sind.

Heissig (1984) beschreibt im Rahmen seiner Veröffentlichung über die Nashornverwandten der OSM die Art *Plesiaceratherium fahlbuschi* und bildet einige Zähne ab.

Deta & Heissig (1986: 84 ff.) stellen Nachforschungen bezüglich des Typusmaterials von *Plesiaceratherium gracile* Young in Peking an und gehen auch auf die Vergleichsarten, u. a. *Plesiaceratherium fahlbuschi* ein, die ihrer Meinung nach am engsten mit der Typusart verwandt ist.

Im Rahmen ihres großen Werkes über die Evolution der Perissodactylen führen Prothero & Schoch (1989: 331) unter den miozänen europäischen Rhinocerotiden auch die Gattung *Dromoceratherium* mit den beiden Arten *mirallesi* und *fahlbuschi* an; die verwandten Arten *platyodon* und *lumiarense* werden unter der Gattung *Aceratherium* eingruppiert.

In der Ausstellung „Miozäne Großsäugetiere" 1996 im Naturkundemuseum in Stuttgart wird das *Aceratherium* von Langenau als *Plesiaceratherium* sp. genannt. Um welche Art es sich genau handelt, ist noch nicht geklärt, da das Material aus Langenau bisher unbearbeitet und unveröffentlicht ist; das Vorkommen von *Plesiaceratherium fahlbuschi* wäre denkbar.

3.2.4 Obere Molaren

Materialliste der 65 oberen Molaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

14	M^3	BSP 1959 II 3627, 3632, 3634-3637, 3640-3643, 3648-3650, 4392
22	M^3	BSP 1959 II 3625, 3626, 3628-3631, 3633, 3638, 3639, 3644-3658, 4360 (fragm.)
8	M^2	BSP 1959 II 3503, 3511-3513, 3515, 3516, 3518, 3523
6	M^2	BSP 1959 II 3508-3510, 3514, 3517, 4377 (fragm.)
10	M^1	BSP 1959 II 3519-3521, 3524, 3525, 3527, 3528, 3530, 3534, 3566
5	M^1	BSP 1959 II 3522, 3526, 3531-3533 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität am M^3 (Abb. 52, Tab. 50-55)

Der hinterste obere Molar (Taf. 8, Abb. 1) ist bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* im Vergleich zu *Prosantorhinus germanicus* deutlich größer. Die Höhe der frischen Zähne beider Gattungen ist vergleichbar, die Länge ist bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* jedoch größer.

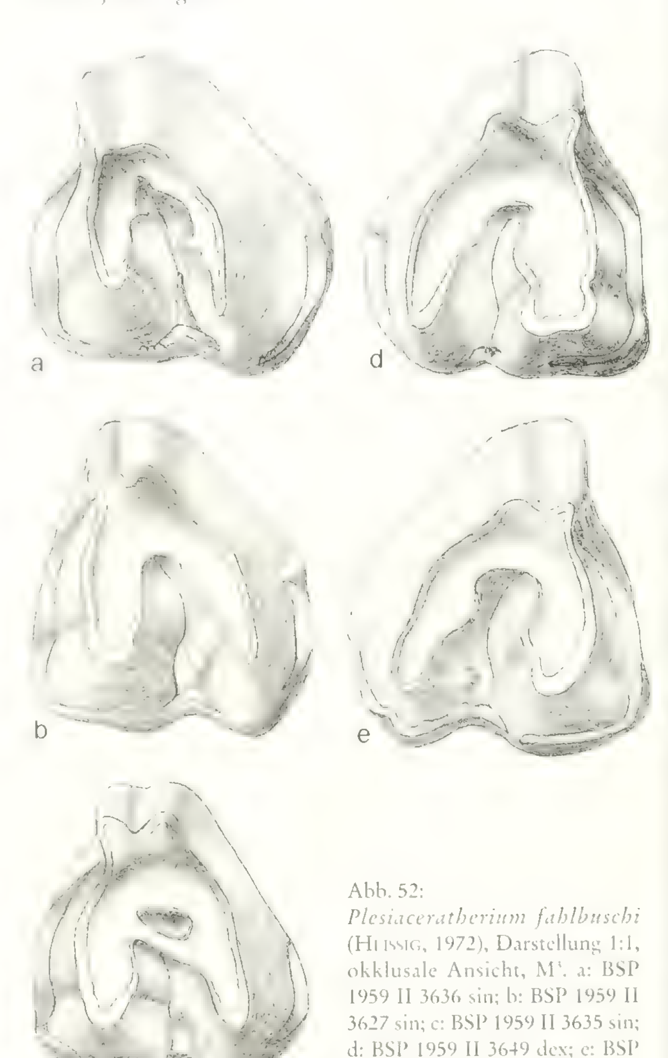
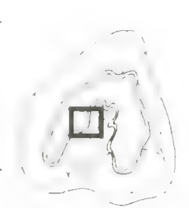


Abb. 52: *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Heissig, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, M^3. a: BSP 1959 II 3636 sin; b: BSP 1959 II 3627 sin; c: BSP 1959 II 3635 sin; d: BSP 1959 II 3649 dex; e: BSP 1959 II 3648 dex.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	s_x [mm]	V_x [%]
M b1	16	39,0	43,0	4,0	41,4	6,3	15,2	1 57	3 8
M b2	15	40,0	47,5	7,5	44,8	7,8	17,4	2 01	4 5
M l	18	35,0	42,0	7,0	38,5	5,1	13,1	1 19	3 1

Tab. 50: Statistische Kenngrößen zur vorderen Breite (b1), Diagonalbreite (b2) und Länge (l) des letzten oberen Molaren M³ von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M³
A		13	p =96 **81%** p =54
B		3	p =46 **19%** p =4[illegible]
		n=16	

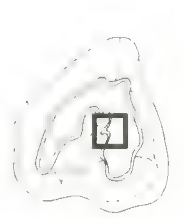


Tab. 51: Merkmalskomplex: Crochet am oberen Molar M³ von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet.

B Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M³
A		13	p =84% **65%** p =41%
B		4	p =44% **20%** p =6%
C		3	p =37% **15%** p =3%
		n=20	



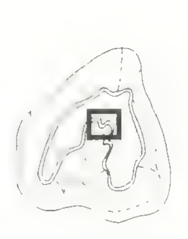
Tab. 52: Merkmalskomplex: Crochetgegenfalte am oberen Molar M³ von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Eine Crochetgegenfalte ist nicht ausgebildet.

B Eine Crochetgegenfalte ist ausgebildet.

C Crochetgegenfalte und Crochet sind als Brücke verschmolzen.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M³
A		18	p =97% **86%** p =62%
B		3	p =37% **14%** p =3%
		n=21	



Tab. 53: Merkmalskomplex: Crista am oberen Molar M³ von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Eine Crista ist nicht ausgebildet.

B Eine Crista ist ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M
A		1	p =22% 4% p =1%
B		22	p =98% 92% p =73%
C		1	p =22% 4% p =1%
		n=24	

Tab. 54: Merkmalskomplex: posteriores Cingulum am oberen Molar M^3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Das posteriore Cingulum ist als Knoten auf der postero-lingualen Zahnseite ausgebildet.

B Das posteriore Cingulum erstreckt sich nur auf ca. 1/3 der posterioren Zahnseite und ist als starker, postero-lingualer Saum ausgebildet, der in einem starken Knoten endet.

C Das posteriore Cingulum ist als zarter Saum nahe der Schmelzbasis ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M
A		7	p =49% 28% p =12%
B		12	p =68% 48% p =28%
C		6	p =45% 24% p =9%
		n=25	

Tab. 55: Merkmalskomplex: linguales Cingulum am oberen Molar M^3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Es ist ein selbständiger Schmelzknoten oder Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus im Ausgang des Medisinus ausgebildet.

B Es ist ein selbständiger Schmelzknoten oder Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus unabhängig vom Innencingulum im Ausgang des Medisinus ausgebildet, sowie nur ein kurzer Cingulum-Riegel im Ausgang des Medisinus, der nicht in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht.

C Es ist ein selbständiger Schmelzknoten oder Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus unabhängig vom Innencingulum im Ausgang des Medisinus ausgebildet, sowie ein linguales Cingulum, das als starker Saum etwas oberhalb der Basis an der ganzen Lingualseite verläuft und ununterbrochen in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht.

Parastyl, Paraconus und Parastylfurche sind asymmetrisch nach vorn geneigt. Die zwischen Parastyl und Paraconus an der Externseite liegende Parastylfurche ist unterschiedlich ausgeprägt: bei allen Zähnen ist sie direkt an und etwas oberhalb der Schmelzbasis als Furche noch nicht erkennbar; sie bildet sich als Furche ca. 1 cm oberhalb der Basis heraus und zieht entweder breit, weit und U-förmig-gerundet in Richtung Kaufläche oder ist im mittleren Teil der Externseite V-förmig, tief und markant. Sie endet immer in halber Höhe des Zahnes, um dort weit und U-förmig auszulaufen. Bei keinem Zahn zieht sie von basal bis okklusal als durchgehend tiefe und markante Furche. Fast immer sind Parastyl und Paraconus gleich stark ausgebildet, selten tritt der Paraconus deutlich stärker hervor. Der Paraconus ist manchmal etwas breiter gerundet und endet bei frischen Zähnen okklusal immer breit gerundet, wohingegen das Parastyl okklusal zugespitzt ausläuft. Der nur aus Paraconus, Parastyl und Parastylfurche bestehende Ectoloph verschmilzt direkt mit dem Metaloph, der die hintere Seite des Zahnes bildet.

Bei den meisten Zähnen ist ein Mesostyl nicht erkennbar; manchmal tritt es in der oberen Hälfte des Zahnes nahe der Okklusalfläche als schwacher, sehr flacher und breit-gerundeter Wulst in Erscheinung. Nur ein Zahn zeigt nahe der Kaufläche einen deutlichen, breit-gerundeten Wulst, der auch vom Paraconus durch eine markante, U-förmig und breit-gerundete Eindellung bzw. Furche – besonders nahe der Kaufläche – getrennt ist.

Die Metaconusrippe ist bei den meisten Zähnen als ganz schwache, aber ertastbare, gleichbleibend schmale Leiste erkennbar, die an dem nach okklusal ausgezogenen Zapfen, d. h. am labialen Ende des hinteren Cingulums, ansetzt und meist etwas schräg nach labial geneigt bis zur Kaufläche zieht; die Metaconusrippe fehlt aber auch bei einigen Zähnen.

Die Postfossette ist am letzten Molaren nie ausgebildet; der Hinterrand der Postfossette bleibt jedoch als postero-linguale Cingulum-Leiste erhalten. Diese ist bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* besonders stark und markant ausgebildet: bei den

meisten Zähnen erstreckt sich das posteriore Cingulum von lingual bis etwa auf ⅓ der posterioren Zahnseite und ist als markanter Saum ungefähr 0,5 cm oberhalb der Basis ausgebildet, der in einem starken Knoten endet. Manchmal zieht das Cingulum labial von diesem Knoten noch ein Stück als deutlicher Saum etwas oberhalb der Basis weiter. Gelegentlich beginnt das posteriore Cingulum auch nicht direkt lingual, sondern erst posterior, ist somit kürzer und endet früher im posterioren Cingulum-Knoten. Bei einem Zahn ist nur ein Knoten als posteriores Cingulum ausgebildet. Bei einigen Zähnen gehen posteriores und linguales Cingulum direkt ineinander über, meist sind jedoch beide Leisten an der Basis des Hypoconus unterbrochen.

Ein linguales Cingulum ist immer vorhanden, jedoch unterschiedlich ausgeprägt: bei den meisten Zähnen ist ein selbständiger Schmelzknoten oder Zapfen (unabhängig vom Innencingulum) zwischen Protoconus und Hypoconus kombiniert mit einem nur kurzen lingualen Cingulum-Riegel im Ausgang des Medisinus ausgebildet, der nicht in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht. Bei einigen M^3 ist das linguale Cingulum nur als Riegel zwischen Protoconus und Hypoconus im Ausgang des Medisinus ohne eigenständige Zapfenbildung vorhanden. Seltener tritt die Kombination eines selbständigen Zapfens zwischen Protoconus und Hypoconus und einer starken lingualen Cingulum-Leiste auf, die etwas oberhalb der Basis entlang der ganzen Lingualseite verläuft und ununterbrochen in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht. Der Medisinus ist nur einmal sanft geschwungen, d. h. er biegt um das Crochet herum und endet am eigenständigen Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus. Sofern dieser Zapfen fehlt, endet der Medisinus, der nicht sehr tief und markant ausgeprägt ist, im lingualen Cingulum.

Das anteriore Cingulum ist immer als leicht geschwungener, von lingual nach labial schwach aufsteigender kräftiger Saum, ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, doch besonders im anterioren Bereich nahe des Parastyls durch die Druckusur des Nachbarzahnes abgenutzt. Der kräftige anteriore Cingulum-Saum greift meist noch etwas auf die Lingualseite über und zieht teilweise bis zur Hälfte um den Protoconus herum; die anteriore Cingulum-Leiste ist jedoch nie mit der lingualen verbunden.

Protoloph: Von der Basis bis etwa zur Hälfte der Höhe wird der Protoconus durch zwei markante Furchen, vordere und hintere Protoconusfurche, stark geschnürt, so daß er dadurch anterior und posterior stark gerundet und lingual länglich ausgezogen und abgeplattet erscheint. Diese Ausbildung des Protoconus unterscheidet sich von der ebenfalls stark geschnürten, aber rundlicheren und nicht so stark länglich ausgezogenen bei *Prosantorhinus germanicus*. Vordere und hintere Protoconusfurche sind meist gleich stark und markant ausgebildet und besonders die vordere Protoconusfurche zieht fast bis zur Kaufläche. Bei einigen Zähnen ist die hintere Protoconusfurche basal breit gerundet und U-förmig und zieht nur bis zur halben Höhe des Zahnes.

Durch die Schnürung der hinteren Protoconusfurche baucht sich das Antecrochet breit gerundet in den Medisinus. Die vordere Protoconusfurche endet im anterioren Cingulum, die hintere an dem eigenständigen Zapfen im Medisinus oder im lingualen Cingulum. Gelegentlich tritt in der Mitte des lingual breit ausgelängten Protoconus eine breit U-förmige Furche auf, die oberhalb des antero-lingualen Cingulums ansetzt und ein Stück Richtung Kaufläche verläuft. Eine hintere Hypoconusfurche ist am M^3 nie, eine vordere meist nur als schwache, kurze, U-förmige Rinne direkt an der Basis des Hypoconus ausgebildet.

Sekundärelemente: Ein Crochet ist an allen Zähnen vorhanden und springt als einfacher Sporn in den Medisinus vor; ganz selten ist das Crochet als mehrfacher Sporn ausgebildet. Die Crochetgegenfalte fehlt meist und tritt nur gelegentlich als kleiner kurzer Sporn auf; ganz selten ist sie mit dem Crochet als Brücke verschmolzen. Eine Crista ist bei der Mehrzahl der Zähne nicht ausgebildet und tritt nur selten als kleiner kurzer Sporn hervor, der nie mit dem Crochet verbunden ist.

Morphologische Merkmale und Variabilität der oberen Molaren (M^1, M^2) von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Abb. 53-57, Tab. 56-62)

Gemeinsamkeiten: Der Paraconus läuft okklusal breit gerundet aus, das Parastyl endet zugespitzt. Parastyl, Paraconus und Parastylfurche sind manchmal etwas asymmetrisch nach vorn gedreht. Das Mesostyl ist bei allen Zähnen basal nicht erkennbar; zur Kaufläche hin bildet es sich als flacher, breitgerundeter Wulst heraus; selten fehlt es ganz. Eine Metaconusrippe ist bei den meisten Zähnen nicht vorhanden; sofern sie jedoch auftritt, ist sie nur bei frischen Zähnen etwas unterhalb der Kaufläche als ganz schwacher Wulst ertastbar.

Das labiale Cingulum ist bei fast allen M^2 und M^1 als zarter Saum nur im postero-labialen Bereich nahe der Schmelzbasis ausgebildet; nur bei wenigen M^2 verläuft es etwas oberhalb der Basis entlang der gesamten Außenseite. Die Postfossette ist okklusal dreieckig, basal schlitzförmig und tief. Das posteriore Cingulum ist immer als starke, gewellte Leiste 1 cm oberhalb der Basis, vorwiegend im Bereich der Postfossette, ausgebildet, aber in deren Mitte basalwärts eingekerbt. Selten verläuft das posteriore Cingulum als durchgehende Leiste, die mit dem labialen und lingualen Cingulum verbunden ist.

Die Querjoche Metaloph und Protoloph liegen parallel und sind nur schwach schräggestellt. Am kürzeren und schmaleren Metaloph ist eine hintere Hypoconusfurche nie, eine vordere nur ganz schwach an der Basis – meist nur als flache, breite Eindellung – erkennbar. Der Protoloph ist etwas länger und deutlich breiter mit zwei Protoconusfurchen, die zwar immer ausgebildet sind, aber nicht immer tief und markant hervortreten. Bei einigen Zähnen sind sie flach, weit und U-förmig, manchmal fehlen sie an der Basis sowie an der Kaufläche und bilden sich nur in mittlerer Zahnhöhe tief und V-förmig heraus. Die hintere Protoconusfurche ist meist tief und markant (sie endet im Medisinus), die vordere nur schwach und flach (sie endet im anterioren Cingulum).

Das Antecrochet baucht sich stark, aber abgeplattet in den Medisinus aus; dieser ist nur einmal im Bereich des Crochets stark geknickt, verläuft V-förmig, aber nicht sehr tief, wird nach lingual breiter und endet im lingualen Cingulum. Das anteriore Cingulum ist immer als leicht geschwungener, von

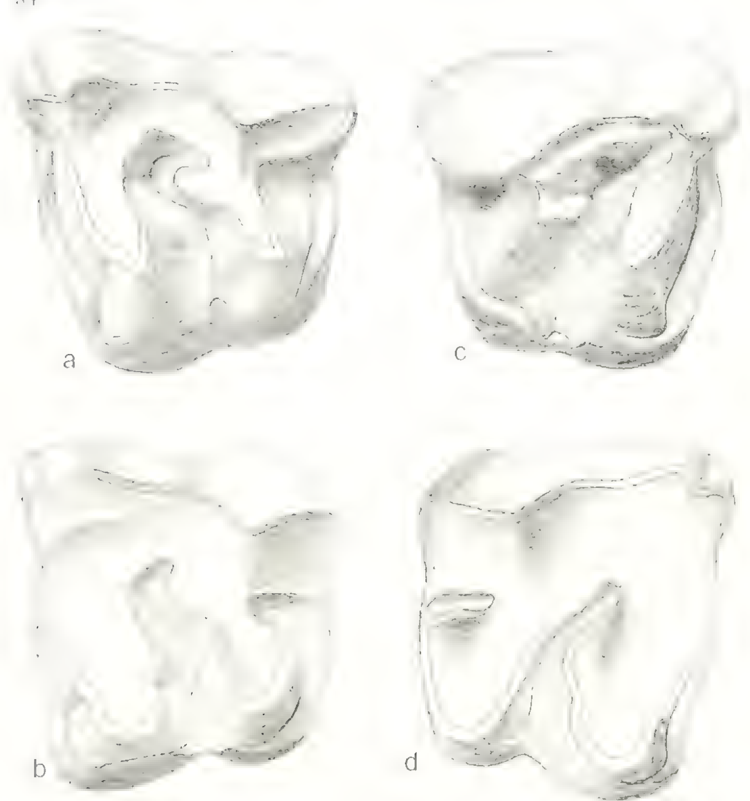


Abb. 53: *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Heissig, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, M^2. a: BSP 1959 II 3516 sin; b: BSP 1959 II 3515 sin; c: BSP 1959 II 3518 dex; d: BSP 1959 II 3511 dex.

lingual nach labial schwach aufsteigender kräftiger Saum, ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, doch besonders im anterioren Bereich des Parastyls durch die Druckusur des Nachbarzahnes abgenutzt. Der kräftige anteriore Cingulum-Saum greift meist noch etwas auf die Lingualseite über und zieht teilweise bis zur Hälfte um den Protoconus herum.

Sekundärelemente: Crochetgegenfalte und Crista sind nie vorhanden, das Crochet springt als einfacher, schmaler und kurzer Sporn in den Medisinus vor.

Unterschiede: Der zweite obere Backenzahn (Taf. 8, Fig. 1) ist ungefähr so lang wie breit und zeigt somit einen mehr oder weniger quadratischen Umriß. Bei frischen Zähnen steht der weit ausladende Ectoloph an der posterioren und anterioren Zahnseite über, so daß der Zahn einen trapezförmigen Umriß erhält. Wie bei *Prosantorhinus germanicus* ist auch der erste obere Molar (Taf. 8, Fig. 1) bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* kleiner und kürzer als der nachfolgende M^2; sonst sind sich M^1 und M^2 morphologisch sehr ähnlich. Parastyl und Paraconus sind am M^2 meist gleich stark und hoch in mittlerer Zahnhöhe entwickelt. An der Schmelzbasis ist das Parastyl jedoch eher als Wulst erkennbar; der Paraconus bildet sich erst ca. 1 cm oberhalb der Basis als solcher heraus.

M^1: Paraconus und Parastyl sind direkt an der Schmelzbasis noch nicht als Wülste erkennbar, sondern bilden sich als solche erst etwas oberhalb der Basis heraus, jedoch schwächer als bei M^2. Der Paraconus ist breit-gerundet, außen abgeplattet und manchmal nur undeutlich nach posterior begrenzt. Das Parastyl ist schmaler, läuft okklusal zugespitzt aus im Gegensatz zum Paraconus, der okklusal breit gerundet endet.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M^1	10	36,0	44,0	8,0	40,3	9 5	23 7	3 01	7 5
M^2	9	37,0	45,0	8,0	42,5	10 9	25 6	3 62	8 5

Tab. 56: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen Molaren (M^1, M^2) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M^1	10	41,0	44,0	3,0	42 7	9 9	23 2	3 12	7 3
M^2	8	43,0	47,5	4,5	45 8	12 7	27 7	4 48	9 8

Tab. 57: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen Molaren (M^1, M^2) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

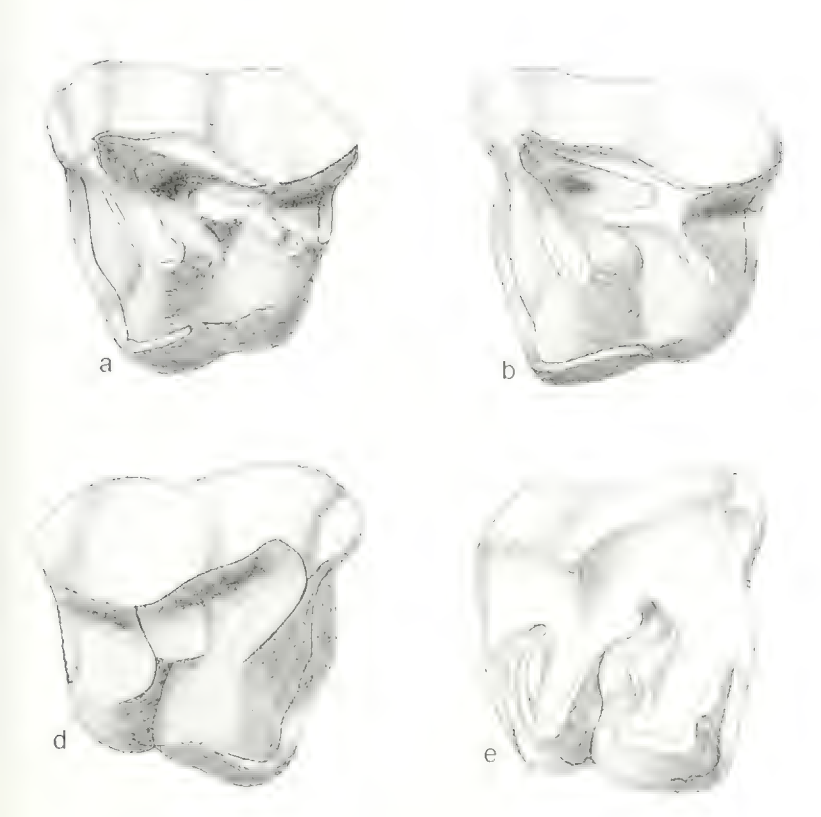




Abb. 54: *Plesiaceratherium fahlbuschi* (HEISSIG, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, M¹. a: BSP 1959 II 3525 sin; b: BSP 1959 II 3528 sin; c: BSP 1959 II 3566 sin; d: BSP 1959 II 3520 dex; e: BSP 1959 II 3521 dex.

Die Parastylfurche ist am M² wie beim M³ direkt an der Basis als solche noch nicht erkennbar. Sie verläuft bei allen Zähnen ca. 1 cm oberhalb der Basis meist als U-förmige nicht sehr tiefe Furche bis etwa 1 cm unterhalb der Kaufläche, wo sie breit gerundet ausläuft; bei einigen Zähnen ist sie auch V-förmig und tief ausgebildet. Der Ectoloph ist am M² lang und wuchtig und fällt insgesamt nach postero-lingual ab; er ist im Bereich des Metaconus leicht geknickt, so daß das Metastyl leicht flügelartig umgeklappt ist. Am M¹ ist die Außenwand – wenn überhaupt – im Bereich des Metaconus nur schwach geknickt, so daß das Metastyl etwas nach labial ausgerichtet ist. Diese Knickung ist jedoch deutlich schwächer als bei M². Am M²

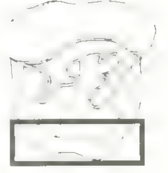
Merkmals-ausprägung	Schema	K	M	K	M
A		1	p =34 % 7% p =0 %	1	p =45 % 16,5% p =1 %
B		10	p =92 % 71,5% p =42 %	4	p =94% 67% p =26 %
C		3	p =51 % 21,5% p =4%	1	p =57% 16,5% p =2%
		n=14		n=6	

Tab. 58: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den oberen Molaren M¹ und M² von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

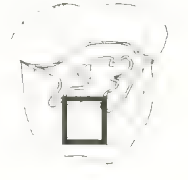
A Das linguale Cingulum ist als Riegel etwas oberhalb der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet .

B Das linguale Cingulum ist als Riegel und als Saum etwas oberhalb der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus ausgebildet, aber etwas oberhalb der Basis von Protoconus und Hypoconus unterbrochen.

C Das linguale Cingulum ist etwas oberhalb der Basis von Protoconus und Hypoconus als durchgehender Saum ausgebildet.



Merkmals-ausprägung	Schema	K	M^1	K	M^2
A		1	8% (p. =38%, p.=1%)	9	90% (p. =99%, p.=55%)
B		11	92% (p.=100%, p.=60%)	1	10% (p.=45%, p. =1%)
		n=12		n=10	



Tab. 59: Merkmalskomplex: lingualer Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus an den oberen Molaren M¹ und M² von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*



A Der linguale Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus ist U-förmig und weit.



B Der linguale Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus ist V-förmig und eng.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M^1	K	M^2
A		1	11% (p =47%, p.=1%)	0	0% (p =35%, p.=0%)
B		8	89% (p. =99%, p.=50%)	9	100% (p =100%, p.=65%)
		n=9		n=9	

Tab. 60: Merkmalskomplex: Mesostyl an den oberen Molaren M¹ und M² von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Das Mesostyl fehlt.

B Das Mesostyl ist als flacher, schmaler Wulst ausgebildet und verläuft nur von der Kaufläche bis zur Hälfte der Außenwand des Zahnes, nicht bis zur Basis.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M^1	K	M^2
A		8	89% (p =99%, p.=50%)	9	90% (p. =99%, p.=55%)
B		1	11% (p =47%, p.=1%)	1	10% (p =45%, p =1%)
		n=9		n=10	



Tab. 61: Merkmalskomplex: Metaconusrippe an den oberen Molaren M¹ und M² von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Die Metaconusrippe fehlt.

B Die Metaconusrippe ist auf der Labialseite nahe der Kaufläche als schwacher Wulst ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M	K	M'
A		9	p =100% **100%** p =65%	9	p =99% **90%** p =55%
B		0	p =35% **0%** p =0%	1	p =45% **10%** p =1%
		n=9		n=10	

Tab. 62: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den oberen Molaren M¹ und M² von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Das labiale Cingulum ist als zarter Saum nur im postero-labialen Bereich etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

B Das labiale Cingulum ist als zarter Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

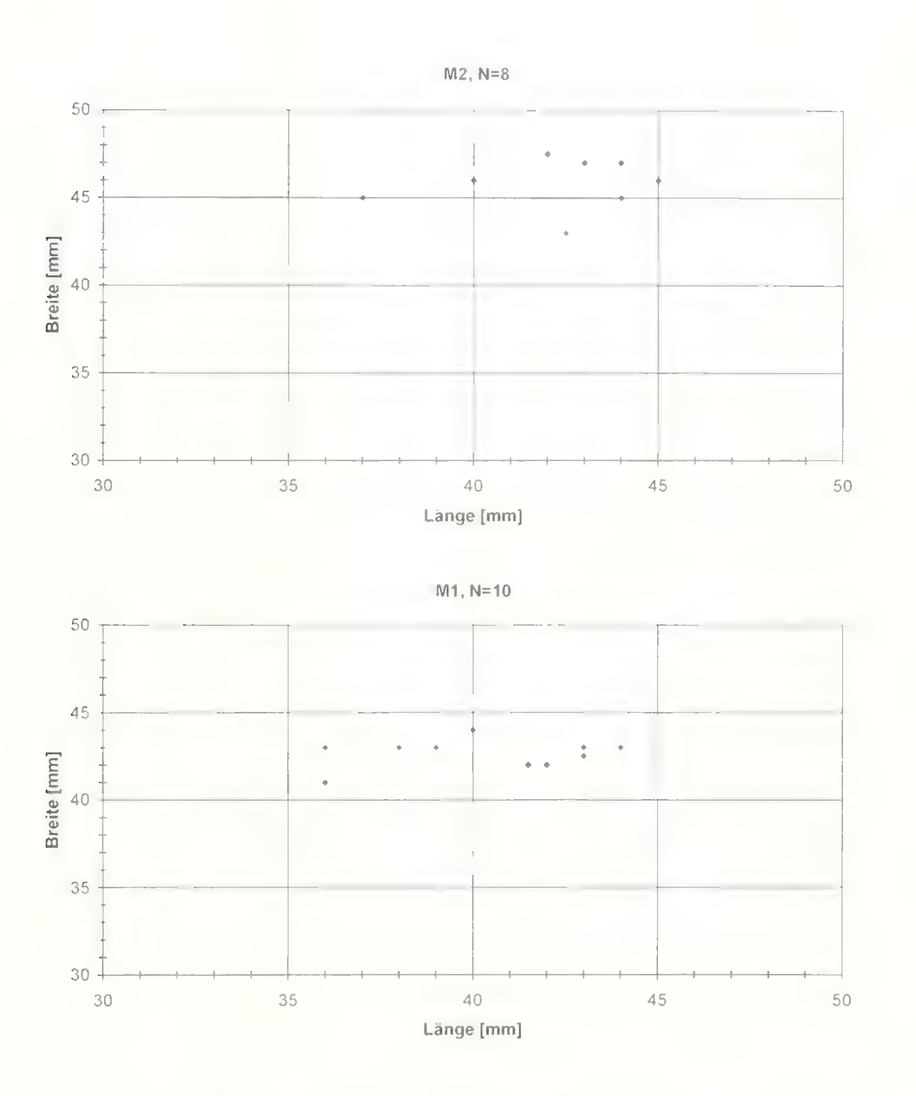


Abb. 55: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen Molaren M¹ und M² von *Plesiaceratherium fahlbuschi.* Die M² sind etwas länger als die M¹; die Werte beider Zähne streuen stärker in der Länge und nur geringfügig in der Breite.

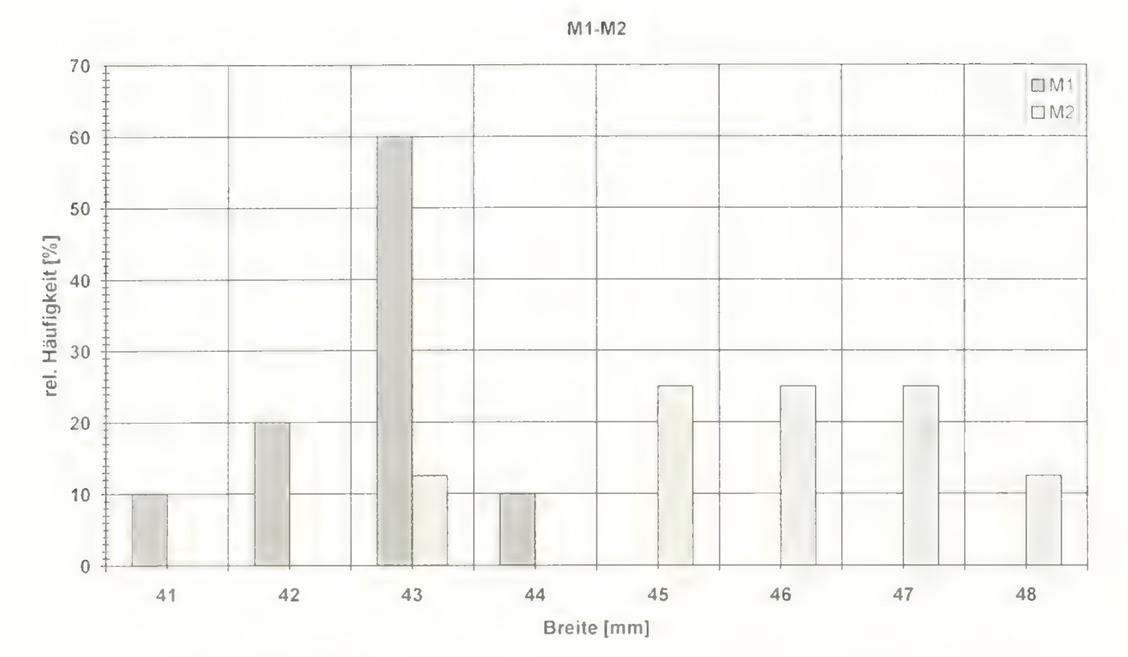


Abb. 56: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen Molaren M[1] und M[2] von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

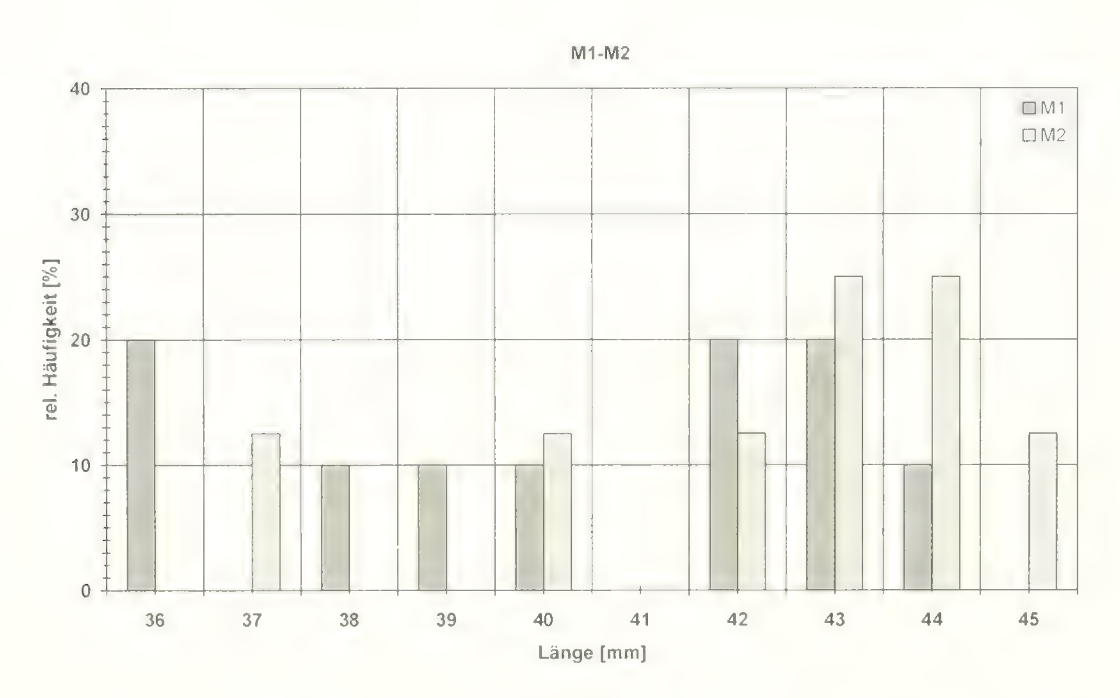


Abb. 57: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen Molaren M[1] und M[2] von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

tritt der Protoconus durch die Schnürung nicht besonders hervor; basal ist er breit gerundet, aber nicht so länglich ausgezogen wie bei M[1].

Das linguale Cingulum ist am M[2] als Riegel im Ausgang des Medisinus ausgebildet, der als Saum etwas oberhalb der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus weiterzieht und nicht mit dem posterioren und anterioren Cingulum verbunden ist. Nur bei einem M[2] ist lediglich ein Riegel im Ausgang des Medisinus entwickelt. Ebenso selten ist ein durchgängiges, ununterbrochenes linguales Cingulum, das direkt in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht. Der linguale Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus ist weit und U-förmig.

Im Gegensatz zum M[2] ist der Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus bei M[1] immer eng und V-förmig, d. h. es bleibt kein Raum für die eventuelle Bildung eines Zapfens. Das linguale Cingulum ist bei den meisten M[1] als Riegel etwas oberhalb der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet und läuft als Saum noch ein Stück an Protoconus und Hypoconus weiter; nur bei wenigen Zähnen geht das linguale Cingulum ununterbrochen in das anteriore und/oder posteriore Cingulum über.

3.2.5 Obere Prämolaren

Materialliste der 142 oberen Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

21	P^4	BSP 1959 II 3296, 3535, 3537-3539, 3542, 3546, 3551-3553, 3556-3558, 3560, 3561, 3563-3565, 3571, 3573, 4391
11	P^4	BSP 1959 II 3543, 3547-3550, 3555, 3559, 3562, 3570, 4346, 4407 (fragm.)
12	P^3	BSP 1959 II 3305, 3306, 3309, 3315, 3323, 3324, 3327, 3330-3332, 3554, 3568
36	P^3	BSP 1959 II 3294, 3295, 3304, 33[illegible], 331[illegible], 331[illegible], 3316, 332[illegible] 3322, 3328, 3329, 3334, 3335, 3337-3339, 3342-3347, 3[illegible], 3536, 3540, 3541, 3567, 3572, 3574, 3661, 3664, 4356, 4394, 4409 (fragm.)
19	P^2	BSP 1959 II 3267, 3271- 3278, 3279, 3281, 3282, 3286, 3288, 3291, 3319, 3506, 4347, 4373
13	P^2	BSP 1959 II 3266, 3268, 3270, 3280, 3283-3285, 3287, 3289, 3290, 3292, 3293, 4410 (fragm.)
22	P^1	BSP 1959 II 3167-3172, 3176-3179, 3182-3184, 3186, 3189-3192, 3251, 3318, 4383, 4413
8	P^1	BSP 1959 II 3174, 3175, 3185, 3187, 3188, 3193, 3252, 3253 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität an P^4 und P^3 (Abb. 58-60)

G e m e i n s a m k e i t e n: Der Ectoloph ist gerade, d. h. nicht im Bereich des Metaconus geknickt und insgesamt nur leicht nach lingual geneigt. Parastyl und Paraconus sind als Wülste erst ca. 1 cm oberhalb der Basis erkennbar, aber viel schwächer als bei den Molaren ausgebildet. Der Paraconus ist ein schwacher und flacher breit-gerundeter Wulst, der sich ca. 1 cm oberhalb der Basis herausbildet, okklusal rundlich ausläuft und nach hinten nur undeutlich begrenzt ist. Das Parastyl bildet sich schon von der Schmelzbasis an als markanter, höher gerundeter Wulst heraus, der okklusal zugespitzt ausläuft. Die Parastylfurche beginnt ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis und verläuft meist flach, weit und U-förmig, selten V-förmig, aber nicht tief. Da der Paraconus etwas nach posterior geneigt ist, ist die Parastylfurche keilförmig und weitet sich nach okklusal. Das Mesostyl ist nur nahe der Kaufläche noch als ganz flacher, schwacher und breit-gerundeter Wulst erkennbar; die Metaconusrippe fehlt meist oder ist gelegentlich noch als ganz schwache Erhebung nahe der Kaufläche ertastbar.

Bei fast allen Zähnen ist das labiale Cingulum nur als schwacher Saum an der Basis des Metastyls ausgebildet, manchmal fehlt es ganz. Das posteriore Cingulum ist immer als starke Leiste vorhanden, liegt leicht gewellt hoch über der Basis und geht ohne Unterbrechung in die starke linguale Cingulum-Leiste über. Im Bereich der Postfossette ist das posteriore Cingulum basalwärts eingekerbt und durch die Druckusur des Nachbarzahnes besonders stark beansprucht. Die Querjoche liegen parallel und sind nur schwach schräggestellt. Das linguale Cingulum ist immer als starke und markante Leiste ausgebildet, die hoch über der Basis liegt und ohne Unterbrechung in das gleichstarke anteriore und posteriore Cingulum übergeht. Wie bei P^4 ist das linguale Cingulum im Ausgang des Medisinus gelegentlich basalwärts eingekerbt, selten zapfenartig nach okklusal gezogen. Das anteriore Cingulum ist ebenfalls immer als starke und markante Leiste vorhanden,

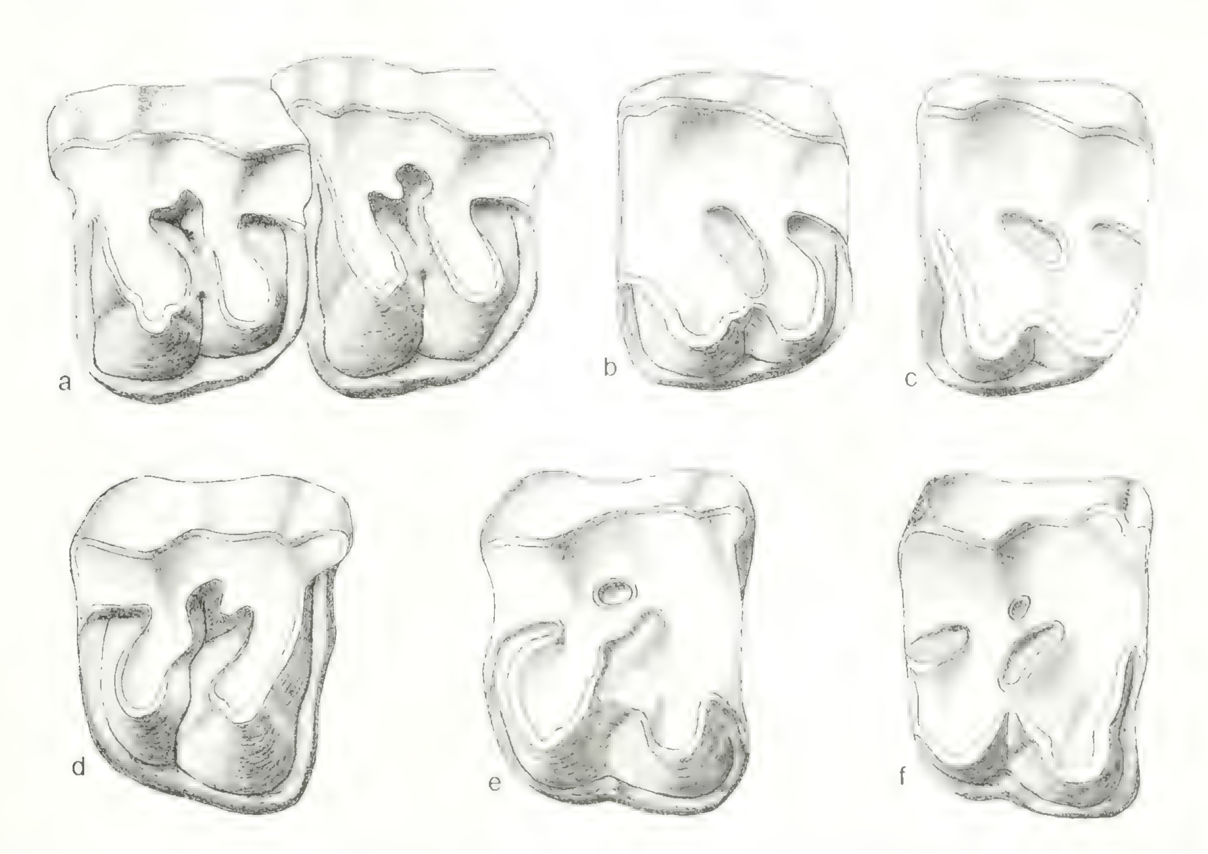


Abb. 58: *Plesiaceratherium fahlbuschi* (HEISSIG, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht. a: P^3 sin, BSP 1959 II 3306, P^4 sin, BSP 1959 II 3556 (zusammengehörig); b: P^4 sin, BSP 1959 II 3563; c: P^4 sin, BSP 1959 II 3565; d: P^4 dex, BSP 1959 II 3551; e: P^4 dex, BSP 1959 II 3542; f: P^4 dex, BSP 1959 II 3538.

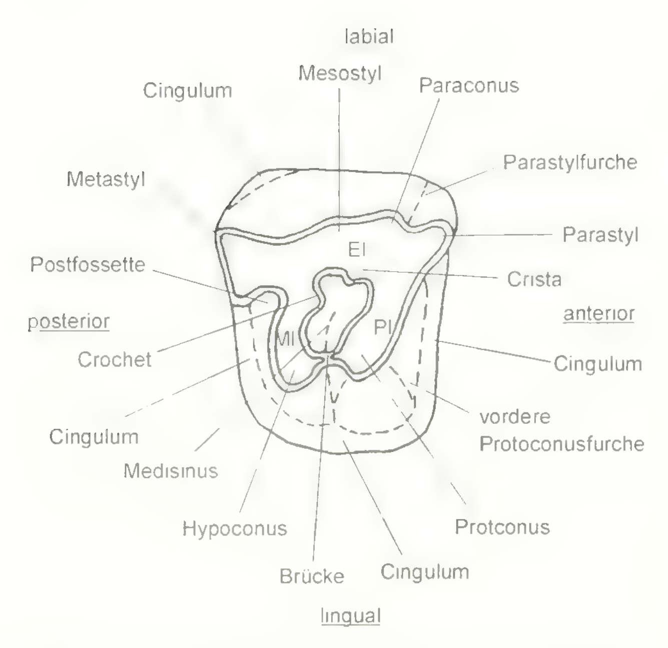


Abb. 59: Terminologie für den oberen Prämolaren P^3 dex von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (okklusale Ansicht); El = Ectoloph, Ml = Metaloph, Pl = Protoloph.

die etwa 1 cm oberhalb der Basis leicht gewellt verläuft und ohne Unterbrechung in das linguale Cingulum übergeht. Im Bereich des Parastyls ist das anteriore Cingulum meist durch die Druckusur des Nachbarzahnes besonders stark abgenutzt.

Unterschiede: Der P^4 (Taf. 8, Fig. 1) ist der größte Prämolar im Oberkiefer; er ist breiter als lang und hat somit einen rechteckigen Umriß. Der P^3 (Taf. 8, Fig. 1) ist deutlich kleiner als der P^4 und hat ebenfalls einen rechteckigen Umriß. Die Postfossette ist am P^4 wie bei den Molaren tief und schlitzförmig. Am P^3 ist die Postfossette auch basal tief und schlitzförmig, aber nach lingual weiter geöffnet als bei P^4. Eine hintere Hypoconusfurche ist am P^4 nie, eine vordere nur ganz selten und dann auch nur als ganz schwache Eindellung ausgebildet; am P^3 treten keine Hypoconusfurchen auf. Die Protoconusfurchen sind am P^4 immer vorhanden und reichen meist von basal bis zur Hälfte der Höhe. Die hintere Protoconusfurche ist tief und markant, die vordere flach und schwach. Durch die Schnürung springt das Antecrochet stark ausgebaucht in den Medisinus vor, der Protoconus ist lingual abgeflacht sowie anterior und posterior stark gerundet. Der Protoconus ist jedoch lingual nicht so länglich ausgezogen wie bei den Molaren.

Abb. 60: *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Heissig, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P^3. a: BSP 1959 II 3332 dex; b: BSP 1959 II 3327 dex; c: BSP 1959 II 3330 dex; d: BSP 1959 II 3345 dex; e: BSP 1959 II 3324 dex.; f: BSP 1959 II 3315 sin; g: BSP 1959 II 3309 sin; hi: BSP 1959 II 3302 sin; i: BSP 1959 II 3305 sin; j: BSP 1959 II 3568 sin.

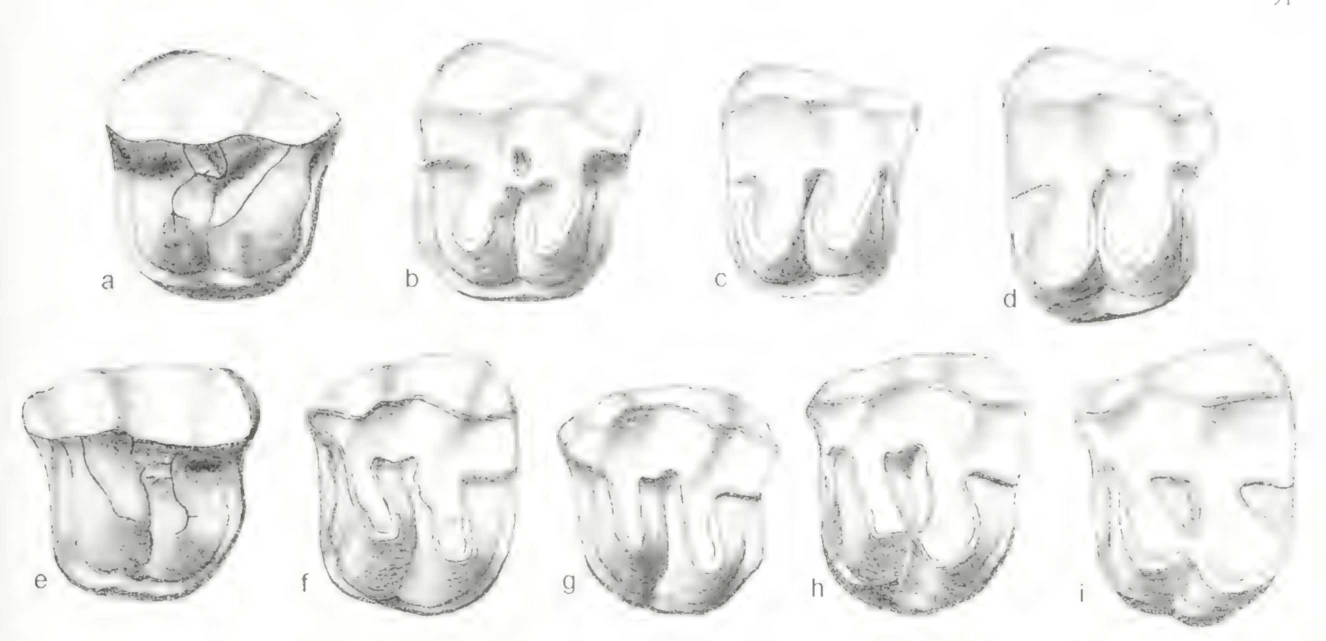


Abb. 61: *Plesiaceratherium fahlbuschi* (HEISSIG, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P². a: BSP 1959 II 3286 dex; b: BSP 1959 II 3281 dex; c: BSP 1959 II 3282 dex; d: BSP 1959 II 3279 dex; e: BSP 1959 II 3278 sin; f: BSP 1959 II 3274 sin; g: BSP 1959 II 3276 sin; hi: BSP 1959 II 3267 sin; i: BSP 1959 II 3273 sin.

Bei etwas weniger als der Hälfte der P⁴ ist das Antecrochet mit dem antero-lingualen Bereich des Hypoconus als Brücke verbunden. Bei frischen Zähnen lehnen sich beide Elemente aneinander, bei stark abgekauten Zähnen sind sie völlig verschmolzen. Die Mehrzahl der P⁴ zeigt jedoch keine Brückenbildung. Der Medisinus ist am P⁴ variabel gestaltet: bei der Bildung einer Brücke wird er verschlossen und verläuft nur im inneren Teil tief und V-förmig; ist keine Brücke vorhanden, ist er tief und markant ausgebildet und endet im lingualen Cingulum.

Die Ausbildung der Protoconusfurchen am P³ ist recht variabel: sie sind zwar beide immer vorhanden, die hintere ist jedoch meist V-förmig und markanter als die vordere und kann nur an der Basis ausgebildet sein oder auch bis zur Kaufläche hochziehen. Die vordere Protoconusfurche ist ganz schwach und flach und bei einigen Zähnen nur basal noch zu ertasten. Bei P³ liegt der Medisinus im zentralen Zahnteil tief, verläuft im Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus höher und endet im lingualen Cingulum; ist lingual eine Brücke vorhanden, wird der Medisinus ganz geschlossen. Durch die schwache Schnürung treten Antecrochet und Protoconus am P³ okklusal nicht besonders hervor. Das Antecrochet baucht sich breit-gerundet in den Medisinus vor, der Protoconus ist lingual gerundet, weder abgeplattet noch länglich ausgezogen. Bei 50% der P³ ist das Antecrochet mit dem anterioren Bereich des Hypoconus verschmolzen; diese Verschmelzung ist dann auch bei ganz frischen Zähnen deutlich sichtbar. Bei einem frischen P³ kommt es im lingualen Bereich des Metalophs zur Bildung eines Trichters mit Knotenbildungen (Abb. 60g)

Sekundärelemente am P⁴: Das Crochet fehlt bei den meisten Zähnen, kommt aber auch als einfacher Sporn vor, der dann häufig mit der Crista als Brücke verschmolzen ist, wobei es zur Bildung einer kleinen Medifossette kommt. Eine Crista ist nur selten vorhanden und dann meist mit dem Crochet verschmolzen; nur bei zwei Zähnen ragt sie als markanter, isolierter, gerundeter Sporn in den Medisinus vor. Die Crochetgegenfalte ist nie ausgebildet.

Sekundärelemente am P³: Das Crochet ist meist schmal, kurz und als einfacher Sporn ausgebildet, kann aber auch ganz fehlen. Selten ist es mehrfach gefaltet und nur bei wenigen Zähnen verschmilzt es mit der Crista, so daß es zur Bildung einer kleinen, runden Medifossette kommt. Eine Crista ist fast immer vorhanden: bei frischen Zähnen als langer, schmaler Sporn, bei abgekauten Zähnen kurz und abgerundet. Die Crochetgegenfalte fehlt immer.

Morphologische Merkmale und Variabilität am P² (Abb. 61)

Am zweiten oberen Prämolaren (Abb. 61; Taf. 8, Fig. 1) ist der Ectoloph deutlich konvex und nach lingual geneigt. Die Außenwand ist bei frischen Zähnen postero-labial im Bereich des Metaconus am höchsten und fällt zum Parastyl hin ab. Parastyl und Paraconus sind weit auseinandergerückt, d. h. der Paraconus ist weiter zur Mitte der Externseite verschoben. Der Paraconus ist zwar noch als flacher und breit-gerundeter Wulst erkennbar, aber deutlich schwächer als bei P³. Bei einigen Zähnen ist er schon direkt an der Schmelzbasis ausgebildet, manchmal setzt er auch erst auf halber Höhe des Zahnes an, zieht aber immer bis zur Kaufläche. Das Parastyl ist von der Basis bis zur Kaufläche immer als schmaler, aber hochgerundeter Wulst erkennbar, der okklusal zugespitzt ausläuft. Die Parastylfurche ist als solche nicht mehr vorhanden, da der Bereich zwischen Parastyl und Paraconus flach und weit ist, manchmal auch keilförmig von basal bis okklusal, da der Paraconus nach hinten geneigt sein kann. Das Mesostyl fehlt immer, die Metaconusrippe ist gelegentlich noch als ganz schwacher, flacher Wulst nahe der Kaufläche ertastbar, ist aber bei den meisten Zähnen nicht mehr vorhanden.

Das labiale Cingulum ist fast immer als schwache Leiste im postero-labialen Bereich ausgebildet, setzt etwas oberhalb der Schmelzbasis an und zieht ein Stück nach okklusal; selten ist es als schwacher Saum postero-labial und antero-labial etwas oberhalb der Basis entwickelt. Die Postfossette ist klein und trichterförmig, nicht sehr tief und nach lingual weit geöffnet.

Das posteriore Cingulum ist wie bei den anderen Prämolaren als kräftige Leiste hoch über der Schmelzbasis entwickelt und im Bereich der Postfossette basalwärts eingekerbt. Das posteriore Cingulum geht ohne Unterbrechung in die linguale Cingulum-Leiste über. Der Medisinus ist kurz, d. h. nur in der Zahnmitte tief und trichterförmig ausgebildet und endet bereits dort, wo sich die Innenhöcker Protoconus und Hypoconus basal berühren und den Medisinus somit abschließen.

Das linguale Cingulum liegt sehr viel tiefer als das posteriore, d. h. das posteriore Cingulum biegt um den Hypoconus herum und fällt dabei steil ab. Das linguale Cingulum ist bei den meisten Zähnen zwischen Hypoconus und Protoconus basalwärts eingekerbt, selten zapfenartig nach okklusal ausgezogen. Die Querjoche liegen parallel und sind gleich lang. Bei frischen Zähnen ist der Metaloph s-förmig gebogen mit einem kurzen zusätzlichen Kämmchen, das nach anterior umgebogen ist. Bei frischen Zähnen ist der Protoloph nur mit einer ganz schmalen Verbindung am Ectoloph angewachsen.

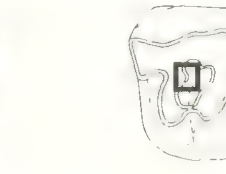
Das anteriore Cingulum ist immer als starke Leiste ausgebildet, die von lingual nach labial wellenförmig aufsteigt und am Parastyl endet. Im Bereich des Parastyls ist das anteriore Cingulum durch die Druckusur des Nachbarzahnes besonders abgenutzt. Linguales und anteriores Cingulum gehen ohne Unterbrechung ineinander über.

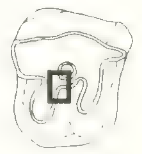
Bei den meisten Zähnen sind weder Hypoconus- noch Protoconusfurchen vorhanden; selten sind im Bereich der Protoconusfurchen noch schwache Eindellungen erkennbar. Nur ein P^2 zeigt eine markante vordere und hintere Protoconusfurche; das Antecrochet ist als Ausbauchung in den Medisinus nicht vorhanden.

S e k u n d ä r e l e m e n t e : Bei den meisten Zähnen ragen Crochet und Crista als lange schmale Sporne in den Medisinus vor; oft sind sie auch bei frischen Zähnen schon als Brücke verschmolzen, wobei es zur Bildung einer Medifossette kommt. Sofern Crochet und Crista nicht verschmolzen sind, ragen sie als kurze einfache Sporne in den Medisinus vor, selten ist das Crochet als mehrfacher Sporn ausgebildet und selten fehlt das Crochet gänzlich. Eine Crochetgegenfalte ist nie vorhanden.

Variabilität morphologischer Merkmale der oberen Prämolaren (P^4-P^2) von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Tab. 63-68)

Merkmals-ausprägung	Schema	K	P^4	K	P	K	P
A		13	p =68% **48%** p =28%	9	p =48% **29%** p =14%	2	p =47% **16,5%** p =2%
B		6	p =42% **22%** p =8%	17	p =72% **55%** p =35%	3	p =58% **25%** p =6%
C		0	p =13% **0%** p =0%	3	p =26% **10%** p =2%	2	p =47% **16,5%** p =2%
D		8	p =47% **30%** p =13%	2	p =22% **6%** p =1%	5	p =72% **42%** p =15%
		n=27		n=31		n=12	





Tab. 63: Merkmalskomplex: Crochet an den oberen Prämolaren P^{2-4} von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

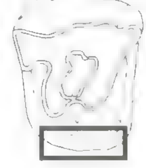
A Das Crochet fehlt.

B Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet.

C Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet.

D Crochet und Crista sind als Brücke miteinander verschmolzen.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	P	K	P	K	P
A		2	7% p =22% p =1%	4	11% p =19% p =2%	0	0% p =12% p =0%
B		27	93% p =98% p =77%	32	84% p =93% p =67%	8	42% p =66% p =22%
C		0	0% p =12% p =0%	2	5% p =17% p =0%	11	58% p =77% p =32%
		n=29		n=38		n=19	

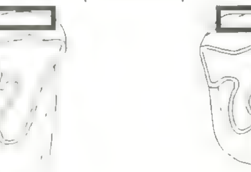

Tab. 64: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den oberen Prämolaren P^{2-4} von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Das linguale Cingulum ist als Zapfen und als kurzer Saum zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.

B Das linguale Cingulum ist als durchgehender Saum ca. 1 cm oberhalb der Basis ausgebildet und geht ohne Unterbrechung in das anteriore und posteriore Cingulum über.

C Das linguale Cingulum ist als durchgehender Saum ca. 1 cm oberhalb der Basis ausgebildet und im Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus basalwärts gebogen; der Saum geht ohne Unterbrechung in das anteriore und posteriore Cingulum über.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	P^4	K	P	K	P
A		17	65% p =82% p =43%	0	0% p =18% p =0%	0	0% p =23% p =0%
B		9	35% p =55% p =17%	19	100% p_o=100% p_u=82%	14	93% p =100% p_u=68%
C		0	0% p =14% p =0%	0	0% p =18% p =0%	1	7% p =31% p =0%
		n=26		n=19		n=15	



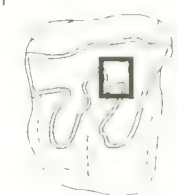
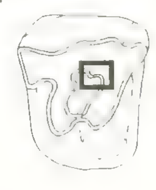
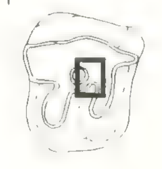

Tab. 65: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den oberen Prämolaren P^{2-4} von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Ein labiales Cingulum fehlt .

B Das labiale Cingulum ist als schwacher Saum nur an der Basis des Metastyls ausgebildet.

C Das labiale Cingulum ist als schwacher Saum an der Basis von Metastyl und Parastyl ausgebildet, dazwischen fehlt es.

Merkmals-ausprägung	Schema	K (P^4)	P^4	K (P^3)	P^3	K (P^2)	P^2
A		13	p_o=84% **65%** p_u=41%	8	p_o=55% **33%** p_u=15%	5	p_o=64% **36%** p_u=12%
B		7	p_o=58% **35%** p_u=16%	16	p_o=83% **67%** p_u=44%	9	p_o=85% **64%** p_u=35%
		n=20		n=24		n=14	

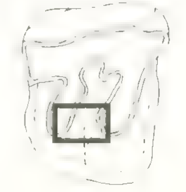
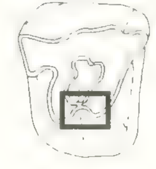
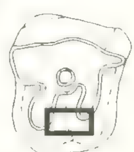




Tab. 66: Merkmalskomplex: Crista an den oberen Prämolaren P2-4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Eine Crista ist nicht ausgebildet.

B Eine Crista ist ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K (P^4)	P^4	K (P^3)	P^3	K (P^2)	P^2
A		17	p_o=71% **53%** p_u=34%	22	p_o=65% **50%** p_u=34%	16	p_o=93% **80%** p_u=56%
B		15	p_o=65% **47%** p_u=28%	22	p_o=65% **50%** p_u=34%	4	p_o=44% **20%** p_u=6%
		n=32		n=44		n=20	

Tab. 67: Merkmalskomplex: linguale Brücke an den oberen Prämolaren P2-4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Der postero-linguale Bereich des Protoconus und der antero-linguale Bereich des Hypoconus sind nicht als Brücke verschmolzen.

B Der postero-linguale Bereich des Protoconus und der antero-linguale Bereich des Hypoconus sind als Brücke verschmolzen.

Zahn-position	Anzahl Zähne	Werte-bereich [mm]	Durchschnitts-wert [mm]
P^4	12	10-13	11,2
P^3	23	10-13	11
P^2	15	7,5-10,5	8,9

Tab. 68: Höhe des Innencingulums der oberen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi* gemessen in mm von der kleinen nach basal ausgerichteten Einkerbung des Cingulums bis zur Schmelzbasis. Das Innencingulum liegt bei den oberen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi* immer hoch über der Basis in einem eng begrenzten Wertebereich; die Höhe stellt ein primitives Merkmal dar.

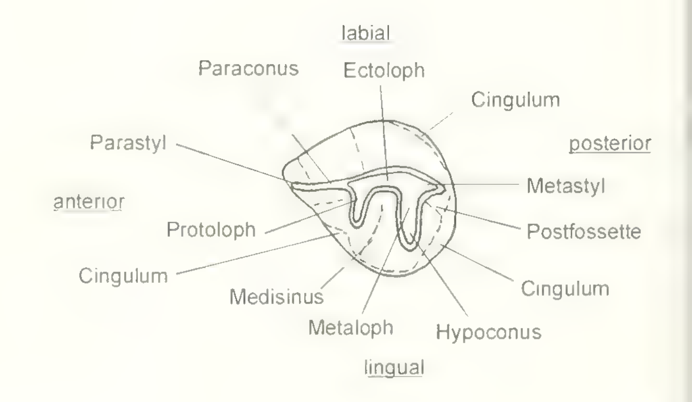


Abb. 62: Terminologie für den oberen Prämolaren P4 sin von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (okklusale Ansicht).

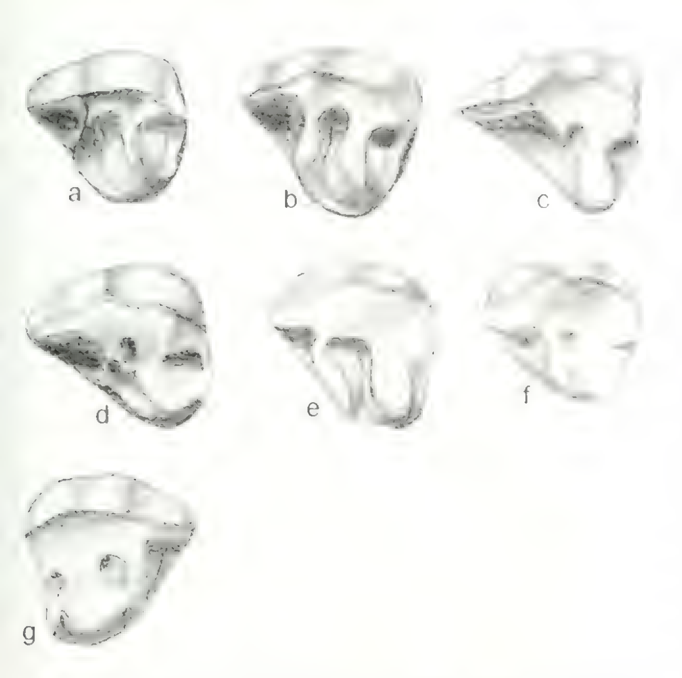


Abb. 63: *Plesiaceratherium fahlbuschi* (HEISSIG, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P^1. a: BSP 1959 II 3139 sin; b: BSP 1959 II 3183 sin; c: BSP 1959 II 3192 sin; d: BSP 1959 II 3171 sin ; e: BSP 1959 II 3177 sin; f: BSP 1959 II 3178 sin; g: BSP 1959 II 3170 dex.

Morphologische Merkmale und Variabilität am P^1 (Abb. 62-63)

Der vorderste Prämolar (Abb. 63) ist der kleinste und zeigt wegen des reduzierten Kronenmusters einen dreieckigen Umriß. Zwar schwankt die Größe der Zähne innerhalb dieser Zahnposition bei *Plesiaceratherium fahlbuschi,* dennoch ist P^1 deutlich größer als bei *Prosantorhinus germanicus.*

Der Ectoloph ist konvex und leicht nach lingual geneigt. Der Paraconus ist nur noch als ganz schwacher, flacher und breiter Wulst erkennbar, der etwas oberhalb der Basis ansetzt und bis zur Kaufläche verläuft; er ist ungefähr so stark zur Mitte der Außenwand gerückt wie bei P^2. Das Parastyl ist von basal bis okklusal als gleichbleibend starker Wulst erkennbar. Der Bereich zwischen Paraconus und Parastyl ist sehr flach und weit, so daß von einer Parastylfurche nicht mehr die Rede sein kann. Gelegentlich ist dieser Bereich auch keilförmig von basal bis okklusal ausgebildet, da der Paraconus nach hinten geneigt ist. Metaconusrippe und Mesostyl fehlen immer an der Externseite; ein labiales Cingulum ist meist als schwache kurze Leiste etwas oberhalb der Basis am Metastyl, gelegentlich auch am Parastyl entwickelt. Die Postfossette ist nicht sehr tief, aber trichterförmig.

Das posteriore Cingulum liegt hoch über der Basis, ist als starke Leiste vorwiegend im Bereich der Postfossette entwickelt und in deren Mitte basalwärts eingekerbt. Meist geht das posteriore Cingulum ohne Unterbrechung in das linguale Cingulum über, kann aber auch am Hypoconus enden. Die beiden Querjoche sind lingual meist etwas nach hinten umgebogen, können aber auch senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers verlaufen. Der Protoloph ist zwar deutlich reduziert, d. h. kürzer und schmaler, aber – im Gegensatz zu *Prosantorhinus germanicus*, wo er gänzlich fehlt – immer noch ausgebildet. Bei frischen Zähnen ist der Protoloph gelegentlich mehrfaltig ausgebildet und nur mit einer ganz schmalen Verbindung am Ectoloph angewachsen. Das hintere Joch, der Metaloph, ist an der internen Anheftungsstelle am Ectoloph oft sehr schmal und endet lingual breit-gerundet. Das linguale Cingulum ist immer als starke Leiste ausgebildet, die hoch über der Basis liegt und meist von Protoconus zu Hypoconus verläuft; es kann jedoch auch ununterbrochen in das posteriore und anteriore Cingulum übergehen.

Der Medisinus ist in der Zahnmitte bei den meisten Zähnen trichterartig und kurz ausgebildet und endet im lingualen Cingulum. Nur bei wenigen Zähnen kommt es zu einer lingualen Verschmelzung zwischen Protoconus und Hypoconus, wobei der Medisinus geschlossen wird. Schnürfurchen an Protoconus und/oder Hypoconus fehlen immer ebenso wie das Antecrochet; an Sekundärelementen ist nur ganz selten eine schmale kurze Crista erkennbar. Das anteriore Cingulum ist immer hoch über der Basis vorhanden und schließt den Bereich zwischen Protoconus und Parastyl; dadurch kommt es zur Bildung einer kleinen trichterförmigen Präfossette (nach HEISSIG 1984). Das anteriore Cingulum kann auch direkt in das linguale Cingulum übergehen.

Wie schon bei *Prosantorhinus germanicus* erwähnt, wird auch bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* auf der Position des P^1 kein Milchzahnvorläufer ausgebildet. Der P^1 erscheint kurz nach den Milchzähnen und ist länger in Gebrauch als der untere P_1. Er sitzt auf der Höhe der übrigen Zähne und wird deshalb – im Gegensatz zu P_1 – normal abgekaut.

Variabilität der oberen Prämolaren (P^1 bis P^4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Tab. 69-70, Abb. 64-66)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P^1	23	18,0	26,0	8,0	21,8	2,0	9,1	0,41	1,9
P^2	21	25,0	31,0	6,0	27,7	2,1	7,6	0,46	1,6
P^3	19	30,0	36,0	6,0	32,7	3,6	10,8	0,81	2,5
P^4	22	31,0	38,0	7,0	34,0	3,1	9,2	0,67	2,0

Tab. 69: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen Prämolaren (P^1- P^4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	$s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P^1	23	15,0	22,0	7,0	18,9	2,1	11,1	0,44	2,3
P^2	20	31,0	36,5	5,5	33,8	3,4	10,2	0,77	2,3
P^3	17	34,0	43,0	9,0	39,5	5,6	14,3	1,37	3,5
P^4	23	41,0	47,0	6,0	43,5	4,5	10,4	0,95	2,2

Tab. 70: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen Prämolaren (P^1- P^4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

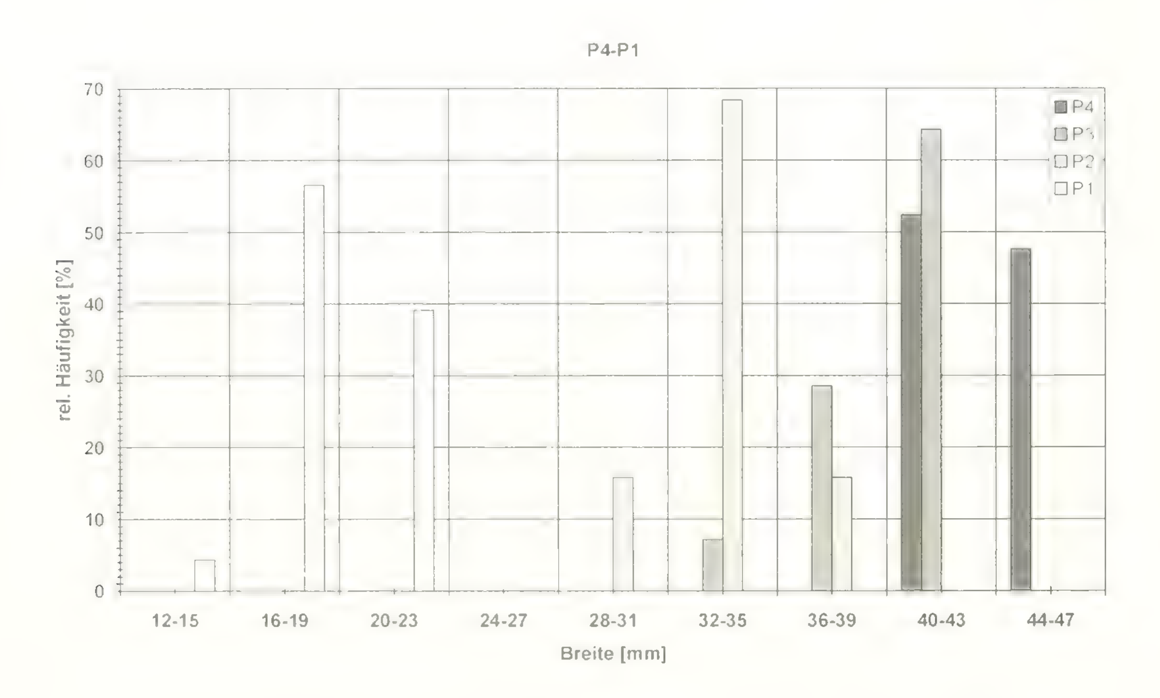


Abb. 64: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

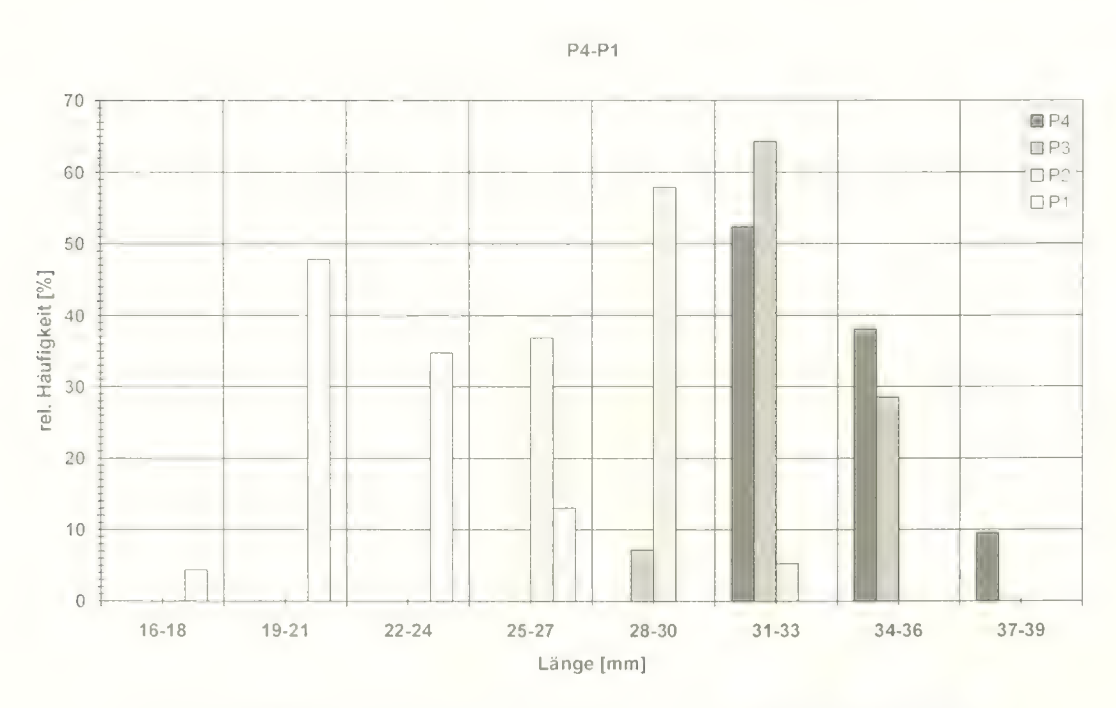


Abb. 65: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

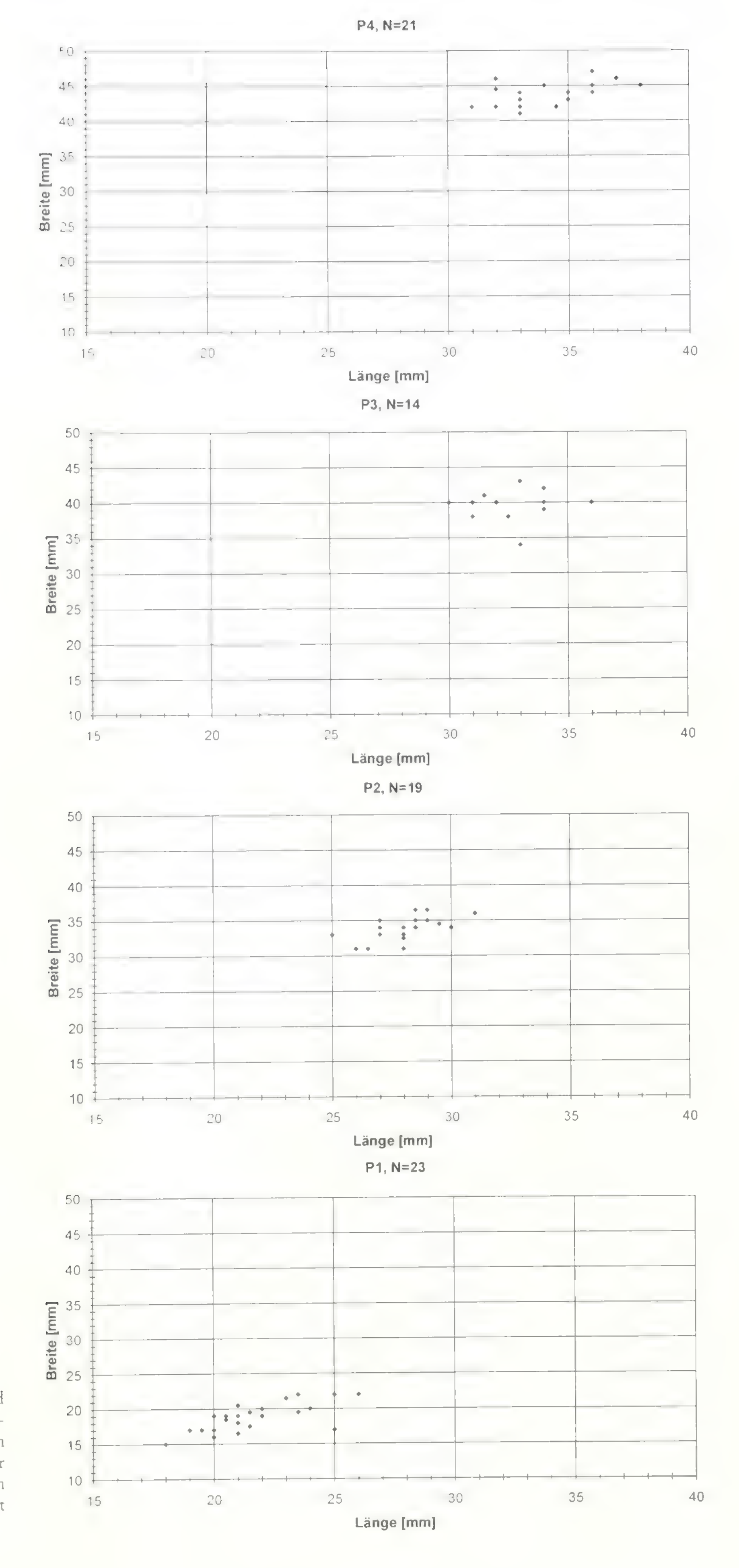


Abb.66: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*: Die oberen Prämolaren lassen sich anhand der metrischen Maße sehr gut unterscheiden; die Werte streuen mehr in der Länge als in der Breite; besonders der P^1 ist in den Längenmaßen sehr variabel.

3.2.6 Obere lakteale Prämolaren

Materialliste der 81 oberen laktealen Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

7	D⁴	BSP 1959 II 3240-3242, 3246-3248, 4395
7	D⁴	BSP 1959 II 3237-3239, 3243, 3244, 3249, 3440 (fragm.)
12	D³	BSP 1959 II 3225, 3226, 3228, 3231-3234, 3260, 3441, 4366, 4401, 4945
15	D³	BSP 1959 II 3227, 3229, 3230, 3236, 3250, 3261-3263, 3317, 3442, 3444, 3660, 4359, 4378, 4411 (fragm.)
12	D²	BSP 1959 II 3195-3200, 3208-3210, 3220, 3255, 4406
28	D²	BSP 1959 II 3201-3206, 3211, 3213-3217, 3219, 3221-3224, 3254, 3256-3259, 4364, 4367, 4381, 4384, 4398, 4414 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität der oberen laktealen Prämolaren (D^4, D^3) von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Abb. 67-68, Tab. 71-77)

Gemeinsamkeiten: Der Ectoloph ist gerade, fällt nach hinten ab und ist nach lingual geneigt. Im Bereich des Metaconus ist er leicht geknickt, so daß das etwas verdickte Metastyl leicht flügelartig nach labial ausgerichtet ist. Parastyl und Paraconus setzen etwas oberhalb der Basis an und entwickeln sich dann als markante Wülste, wobei der Paraconus oberhalb der Basis breit-gerundet ist und sich nach okklusal deutlich

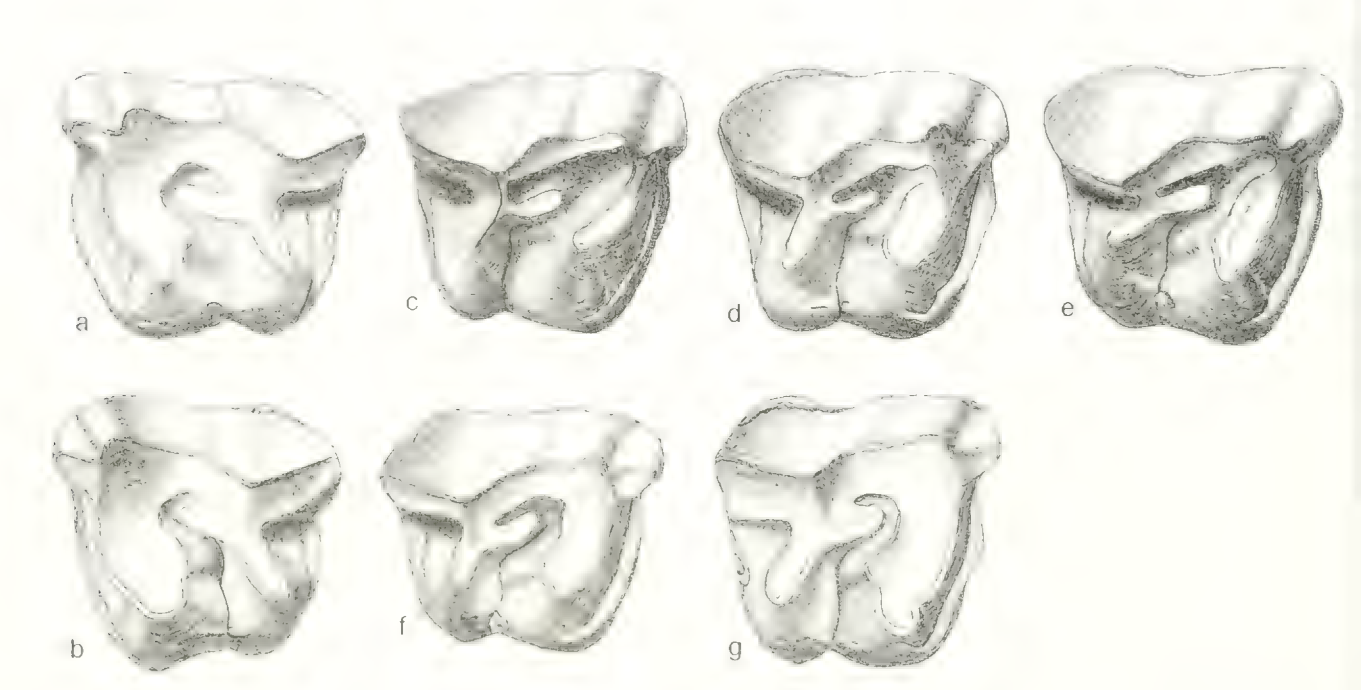


Abb. 67: *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Heissig, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D⁴. a: BSP 1959 II 3242 sin; b: BSP 1959 II 3243 sin; c: BSP 1959 II 3241 dex; d: BSP 1959 II 3247 dex; e: BSP 1959 II 3248 dex; : BSP 1959 II 3240 dex; g: BSP 1959 II 3246 dex.

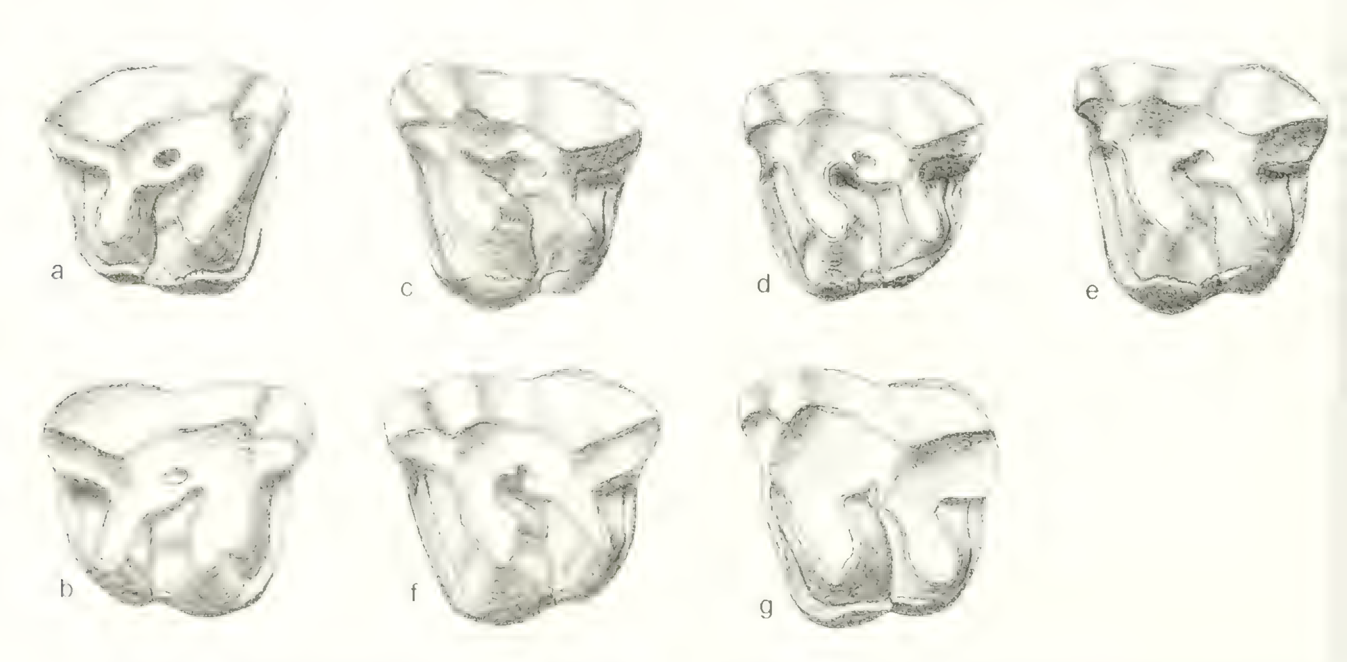


Abb. 68: *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Heissig, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D³. a: BSP 1959 II 3260 dex; b: BSP 1959 II 3234 dex; c: BSP 1959 II 3228 sin; d: BSP 1959 II 3225 sin; e: BSP 1959 II 3226 sin; f: BSP 1959 II 3231 sin; g: BSP 1959 II 3233 sin.

verschmälert. Bei einigen Zähnen ist er hoch herausgewölbt und klar vom Mesostyl abgesetzt. Der Paraconus ist leicht nach hinten geneigt und läuft okklusal zugespitzt aus. Das Parastyl ist von basal bis okklusal gleichmäßig stark entwickelt und läuft okklusal ebenfalls zugespitzt aus. Das Mesostyl bildet sich erst etwas unterhalb der Kaufläche flach und breit-gerundet heraus.

Die Metaconusrippe fehlt bei den meisten Zähnen, ist aber gelegentlich noch als ganz flache und schmale Erhebung nahe der Kaufläche ertastbar. Direkt an oder etwas oberhalb der Basis bzw. unterhalb der Wachstumsrinne (sofern vorhanden) ist bei den meisten Zähnen ein labiales Cingulum in Form eines zarten Saumes zu erkennen, der nach posterior oft etwas kräftiger ausgebildet ist. Die Postfossette ist tief und trichter-

Merkmals-ausprägung	Schema	D⁴ K	D⁴	D K	D
A		5	p =81% **50%** p =18%	11	p =99% **92%** p =60%
B		5	p =81% **50%** p =18%	1	p =38% **8%** p =0%
		n=10		n=12	

Tab. 71: Merkmalskomplex: labiale Wachstumsrinne an den oberen laktealen Prämolaren D⁴ und D³ von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Eine Wachstumsrinne ist nicht ausgebildet.

B Eine Wachstumsrinne ist nur wenig oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.





Merkmals-ausprägung	Schema	D⁴ K	D⁴	D K	D
A		1	p =53[illegible] **12,5%** p =1[illegible]	1	p =36% **6%** p =0%
B		2	p =65% **25%** p =3%	0	p =26% **0%** p =0%
C		5	p =92[illegible] **62,5%** p =24%	4	p =61% **25%** p =8%
D		0	p =37% **0%** p =0%	11	p =97% **69%** p =53%
		n=8		n=16	

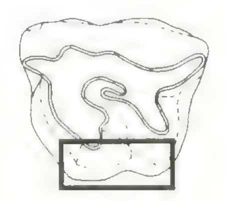
Tab. 72: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den oberen laktealen Prämolaren D⁴ und D³ von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

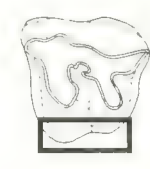
A Das linguale Cingulum fehlt.

B Das linguale Cingulum ist als mehr oder weniger großer Zapfen oberhalb der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.

C Das linguale Cingulum ist als Riegel oberhalb der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.

D Das linguale Cingulum ist als durchgehender Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet und geht ohne Unterbrechung in das posteriore und anteriore Cingulum über.





förmig; das posteriore Cingulum liegt hoch über der Basis, erstreckt sich vom Metastyl bis zum Hypoconus als deutliche Leiste und ist im Bereich der Postfossette basalwärts eingekerbt.

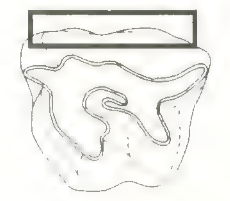
Die beiden Querjoche verlaufen parallel: am hinteren, schmaleren Metaloph ist eine hintere Hypoconusfurche nie, eine vordere nur basal als leichte Eindellung noch vorhanden. Lediglich ein D^4 zeigt eine markante vordere Hypoconusfurche besonders im basalen Bereich, die im Medisinus endet. Der Medisinus biegt um Crochet und Antecrochet herum, ist V-förmig und tief und endet im lingualen Cingulum. Das anteriore Cingulum ist immer als markante breite Leiste weit oberhalb der Basis vorhanden, erstreckt sich vom Protoconus bis zum Parastyl und ist lingual vom Parastyl durch die Druckusur des Nachbarzahnes besonders abgenutzt.

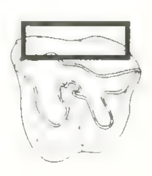
Merkmals-ausprägung	Schema	D^4 K	D^4	D^3 K	D^3
A		1	p =51% **11%** p =1%	3	p =50% **21%** p =4%
B		8	p =99% **89%** p =50%	11	p =95% **79%** p =47%
		n=9		n=14	

Tab. 73: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den oberen laktealen Prämolaren D^4 und D^3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Das labiale Cingulum fehlt.

B Das labiale Cingulum ist als zarter Saum nahe der Schmelzbasis ausgebildet.



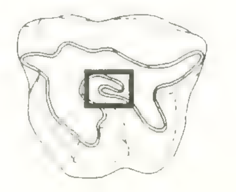


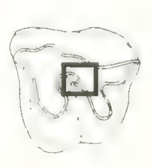
Merkmals-ausprägung	Schema	D^4 K	D^4	D^3 K	D^3
A		9	p =100% **100%** p =63%	10	p =97% **83%** p =51%
B		0	p =36% **0%** p =0%	2	p =47% **17%** p =2%
		n=9		n=12	

Tab. 74: Merkmalskomplex: Crochet an den oberen laktealen Prämolaren D^4 und D^3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet.

B Das Crochet ist mit der Crista als Brükke verschmolzen.



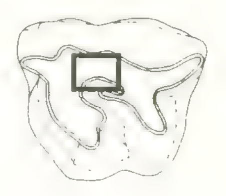


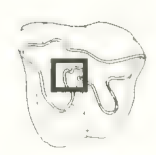
Merkmals-ausprägung	Schema	D^4 K	D^4	D^3 K	D^3
A		8	p_o=97% **80%** p_u=44%	3	p =65% **30%** p =7%
B		2	p =56% **20%** p =3%	7	p =92% **70%** p =35%
		n=10		n=10	

Tab. 75: Merkmalskomplex: Crista an den oberen laktealen Prämolaren D^4 und D^3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Eine Crista ist nicht ausgebildet.

B Eine Crista ist ausgebildet.





Unterschiede: Der D^4 ist der größte Milchzahn im Oberkiefer; je nach Abkauungsgrad ist der Umriß trapezförmig (bei frischen Zähnen) oder quadratisch (bei abgekauten Zähnen). Der vorletzte obere Milchzahn ist gegenüber dem D^4 zwar deutlich kleiner, vom Umriß und von der Morphologie her aber vergleichbar.

Die Parastylfurche ist am D^4 immer V-förmig und tief ausgebildet und läuft okklusal U-förmig und weit aus; Paraconus und Parastylfurche sind etwas nach hinten geneigt. Die Parastylfurche des D^3 ist auf halber Zahnhöhe V-förmig und tief und endet okklusal breit und U-förmig. Am D^4 ist etwas oberhalb der Schmelzbasis auf der ganzen Länge der Labialseite bei 50% der Zähne eine Wachstumsrinne ausgebildet; diese fehlt bei den D^3 immer.

D^4: Am vorderen Querjoch, dem Protoloph, sind vordere und hintere Protoconusfurche gleich stark, V-förmig und tief ausgebildet und erstrecken sich von der Basis bis etwa zur halben Höhe des Zahnes. Die hintere Protoconusfurche endet im Medisinus, die vordere im anterioren Cingulum.

Am Protoloph des D^3 sind beide Furchen zwar immer entwickelt, aber unterschiedlich ausgeprägt: sie können beide schwach, flach und U-förmig oder V-förmig, tief und markant vorhanden sein, des Weiteren kann auch eine Protoconusfurche stärker als die andere erkennbar sein. Durch die Schnürung baucht sich das Antecrochet am D^4 breit-gerundet in den Medisinus, der Protoconus ist lingual abgeflacht und länglich ausgezogen.

Das Antecrochet baucht sich am D^3 nur leicht gerundet in den Medisinus vor; der Protoconus ist lingual abgeflacht, aber nicht so stark länglich ausgezogen wie bei D^4. Der Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus ist am D^4 weit und U-förmig. Am D^3 ist der linguale Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus enger als bei D^4.

Das linguale Cingulum ist bei den meisten D^4 als kleiner Riegel oberhalb der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet; selten ist es zapfenförmig entwickelt oder fehlt ganz. Am D^3 ist das linguale Cingulum bei den meisten Zähnen als durchgehender Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet und geht ohne Unterbrechung in das posteriore und anteriore Cingulum über. Gelegentlich ist es als kleiner Riegel oberhalb der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus entwickelt, selten fehlt es.

D^4: Ein Crochet ist bei allen Zähnen vorhanden und ragt als schmaler länglicher Sporn in den Medisinus vor; weitere Sekundärelemente treten nicht auf.

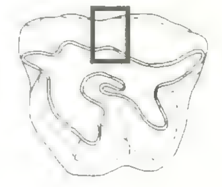
Sekundärelemente am D^3: Ein Crochet ragt bei allen Zähnen als länglicher schmaler Sporn in den Medisinus, ist aber nur selten mit der Crista als Brücke verschmolzen, wobei es zur Bildung einer kleinen, rundlichen Medifossette kommt.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	D^4	K	D
A		3	p =70 33% p =7	3	p =54 23% p =5
B		6	p =92% 67% p =28	10	p =93% 77% p =43
		n=9		n=13	

Tab. 76: Merkmalskomplex: Mesostyl an den oberen laktealen Prämolaren D^4 und D^3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Das Mesostyl fehlt.

B Das Mesostyl ist auf der Labialseite als schwacher, breiter Wulst ausgebildet.



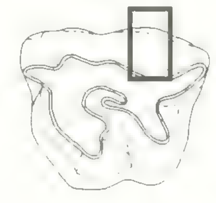


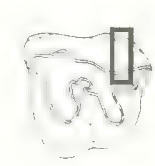
Merkmals-ausprägung	Schema	K	D^4	K	D
A		7	p =92% 70% p =35%	6	p =77% 46% p =16%
B		3	p =65% 30% p =7%	7	p =83% 54% p =21%
		n=10		n=13	

Tab. 77: Merkmalskomplex: Metaconusrippe an den oberen laktealen Prämolaren D^4 und D^3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Die Metaconusrippe fehlt.

B Die Metaconusrippe ist als schwacher Wulst an der Labialseite ausgebildet.





Eine Crista ist meist als kurzer, rundlicher Sporn vorhanden, der nahe an das Crochet heranreicht, aber nur selten mit diesem verschmilzt; eine Crochetgegenfalte tritt nie auf.

Morphologische Merkmale und Variabilität am D²
(Abb. 69-70)

Der vorderste lakteale Prämolar (Abb. 70) ist nach vorn verschmälert und zeigt von allen Milchzähnen das komplizierteste Kronenmuster. Der Ectoloph ist leicht konvex und etwas nach lingual geneigt, seine Länge ist je nach Kronenmuster variabel. Das Parastyl ist von basal bis okklusal als gleichmäßig starker Wulst ausgebildet; der Paraconus ist reduziert und etwas weiter zur Mitte der Externseite verlagert. Nur selten ist er noch als flacher, breit-gerundeter Wulst von basal bis okklusal erkennbar, meist fehlt er völlig. Dementsprechend ist auch die Parastylfurche entweder noch als ganz flache weite Eindellung vorhanden oder fehlt. Das Mesostyl ist am D² bei allen Zähnen besonders markant, aber variabel ausgebildet: es setzt meist etwas oberhalb der Schmelzbasis flach und breit-gerundet an und verschmälert sich keilförmig nach okklusal. Von der Außenwand setzt es sich deutlich ab und kann am breiten Ansatz oberhalb der Basis in der Mitte auch gelegentlich eine flache weite Furche ausbilden. Das Mesostyl kann aber auch etwas oberhalb der Basis bis okklusal als gleichbleibend starke, rundlich-zugespitzte Leiste verlaufen. Die Metaconusrippe ist immer als flacher, breit-gerundeter Wulst besonders nahe der Kaufläche erkennbar. Dahinter fällt das Metastyl leicht nach posterior ab und tritt deshalb nicht besonders hervor.

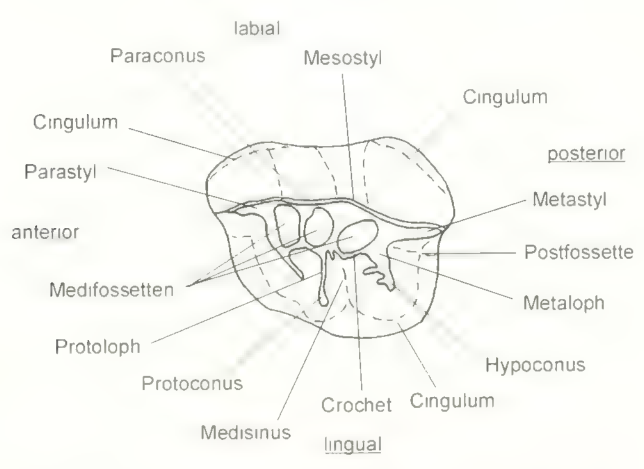
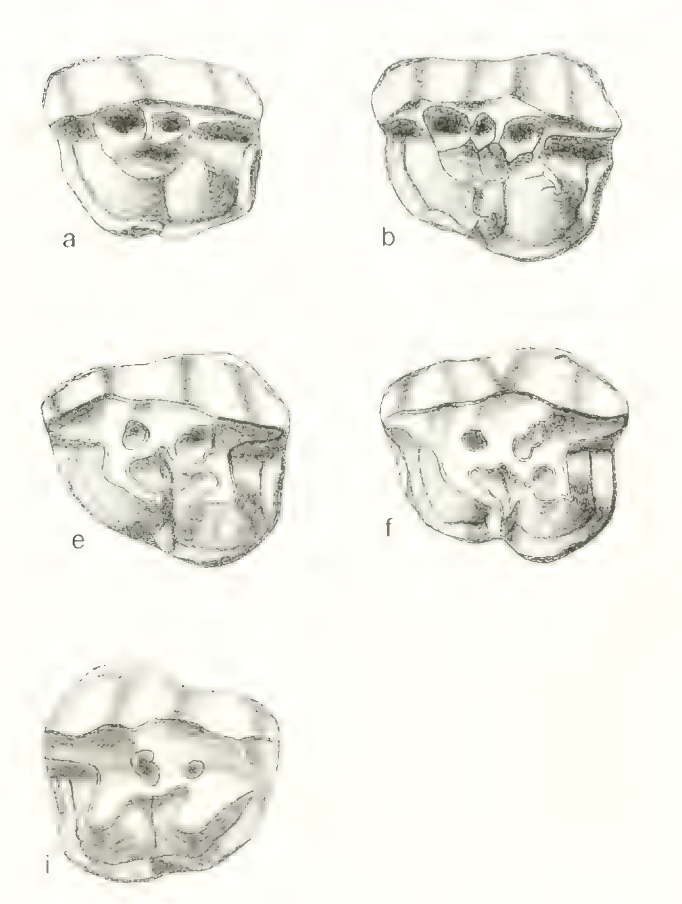


Abb. 69: Terminologie für den oberen laktealen Prämolaren D² sin von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (okklusale Ansicht).

Eine Wachstumsrinne ist am D² nie ausgebildet; ein labiales Cingulum ist an allen Zähnen etwas oberhalb der Basis nur im postero- und antero-labialen Bereich als deutliche Leiste erkennbar, die aber nie an der gesamten Externseite entlangläuft. Die Postfossette ist tief und schlitzförmig und nach lingual weiter geöffnet als bei D³. Das posteriore Cingulum ist eine deutliche, hoch über der Basis liegende Leiste, die im Bereich der Postfossette basalwärts eingekerbt ist und meist ununterbrochen in das linguale Cingulum übergeht. Die Querjoche liegen meist parallel, sind aber stärker schräggestellt als bei den übrigen Milchzähnen; bei frischen Zähnen ist der Protoconus zum Medisinus hin gebogen und kann zusätzliche dünne Grate ausbilden (Abb. 70b). Protoconusfurchen sind nie vorhanden, gelegentlich kann eine vordere Hypoconusfurche noch als schwache Eindellung auftreten.



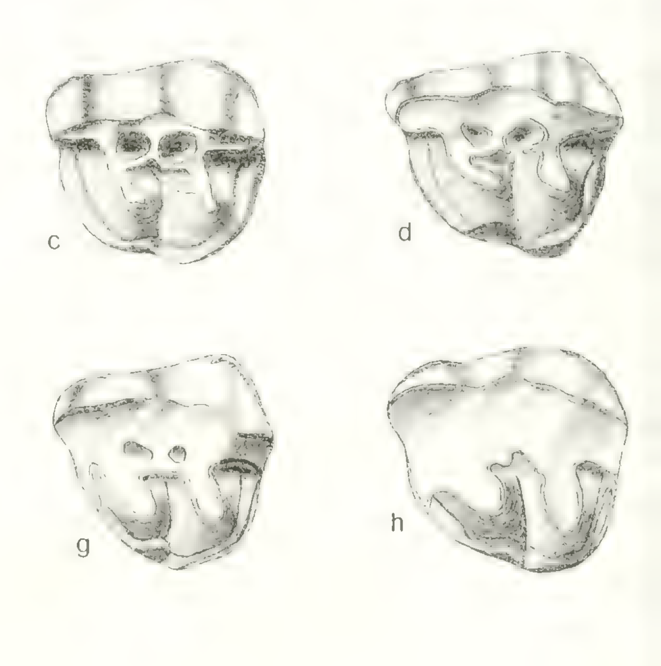


Abb. 70: *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Heissig, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D²: a: BSP 1959 II 3209 sin; b: BSP 1959 II 3220 sin; c: BSP 1959 II 3196 sin; d: BSP 1959 II 3210; e: BSP 1959 II 3200 sin; f: BSP 1959 II 3195 sin; g: BSP 1959 II 3198 sin; hi: BSP 1959 II 3255 sin; i: BSP 1959 II 3208 dex.

Der Medisinus ist durch die komplizierte Sekundärfaltung meist sehr kurz und gerade, V-förmig und tief und endet im lingualen Cingulum. Gelegentlich ist auch gar kein Medisinus sichtbar, da zwischen Hypoconus und Protoconus ein dicker Zapfen ausgebildet ist. Ein Antecrochet ist nicht erkennbar; Hypoconus und Protoconus enden lingual meist rundlich zugespitzt.

Das linguale Cingulum ist bei allen Zähnen ein starker und breiter Saum, der hoch über der Basis entlang der ganzen Innenseite verläuft und ohne Unterbrechung in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht. Das linguale Cingulum kann am Protoconus nach okklusal ausgezogen sein oder es kann sich ein markanter Zapfen zwischen Hypoconus und Protoconus bilden, so daß das linguale Cingulum am Ausgang des Medisinus durch diesen Zapfen kurz unterbrochen wird. Das anteriore Cingulum liegt immer als deutliche und breite Leiste hoch über der Basis und geht ununterbrochen in das labiale Cingulum über. Lingual vom Parastyl kommt es bei fast allen Zähnen zur Bildung einer nicht sehr tiefen, aber schlitzförmigen Präfossette (nach HEISSIG 1984).

Die Sekundärelemente sind sehr kompliziert und variabel ausgebildet: bei allen Zähnen sind Crochet, Crista und Crochetgegenfalte vorhanden, wobei meist alle drei Elemente verschmelzen und es zur Bildung von zwei Medifossetten kommt. Selten sind nur Crochet und Crista verbunden und die Crochetgegenfalte ragt als kurzer Sporn in den Medisinus vor. Gelegentlich ist das Kronenmuster noch komplizierter angelegt, wenn nämlich außer den drei bekannten Sekundärelementen ein weiterer Sporn von der Innenseite des Ectolophs in den Medisinus vorspringt und diese Elemente alle miteinander verschmelzen. Dabei kommt es zur Bildung von drei Medifossetten (Abb. 70b).

Variabilität der oberen laktealen Prämolaren (D^2 bis D^4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Tab. 78-79, Abb. 71-73)

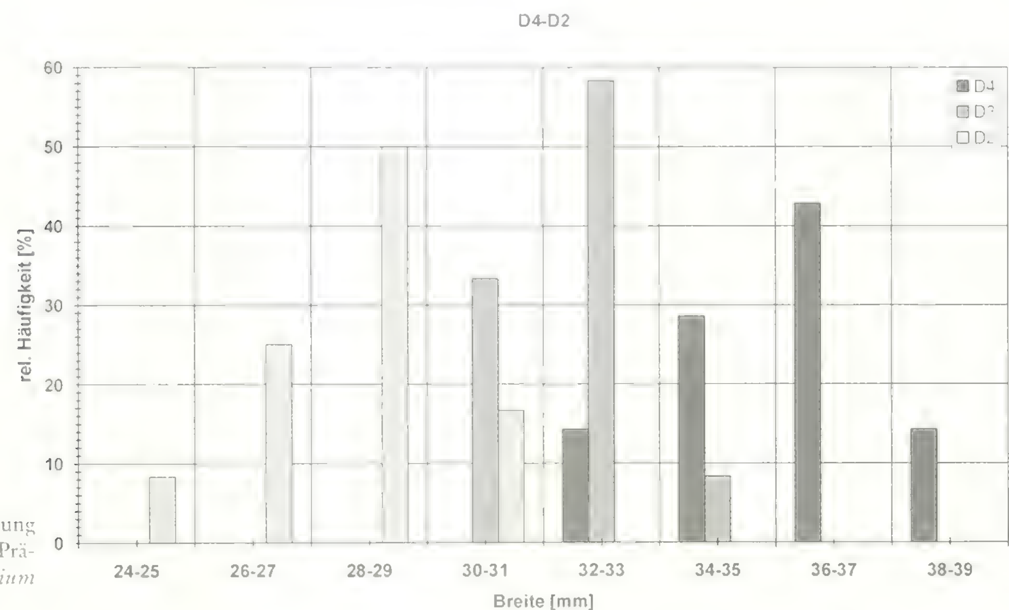


Abb. 71: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen laktealen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

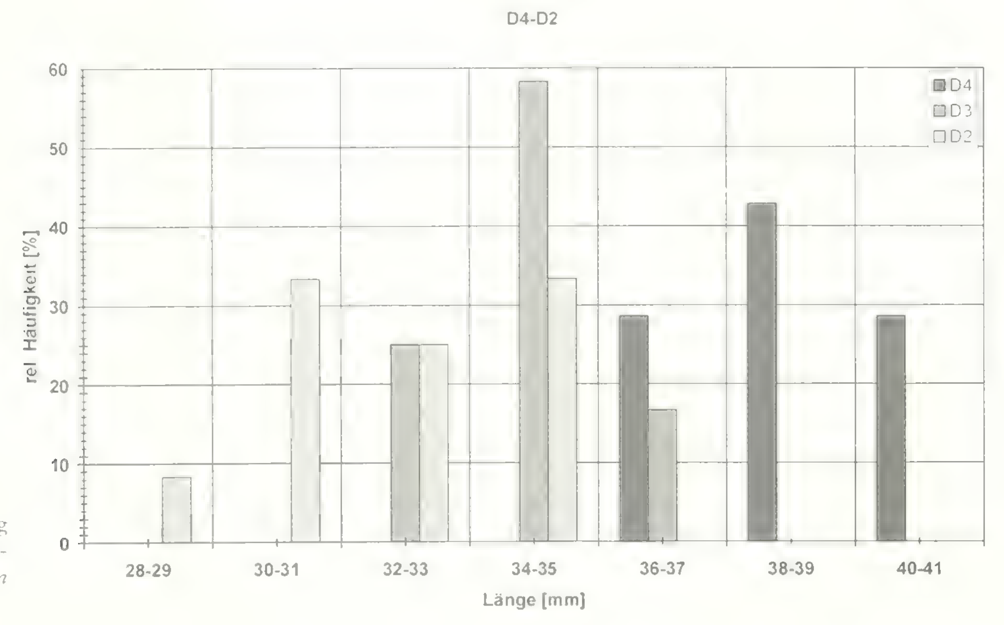


Abb. 72: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen laktealen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

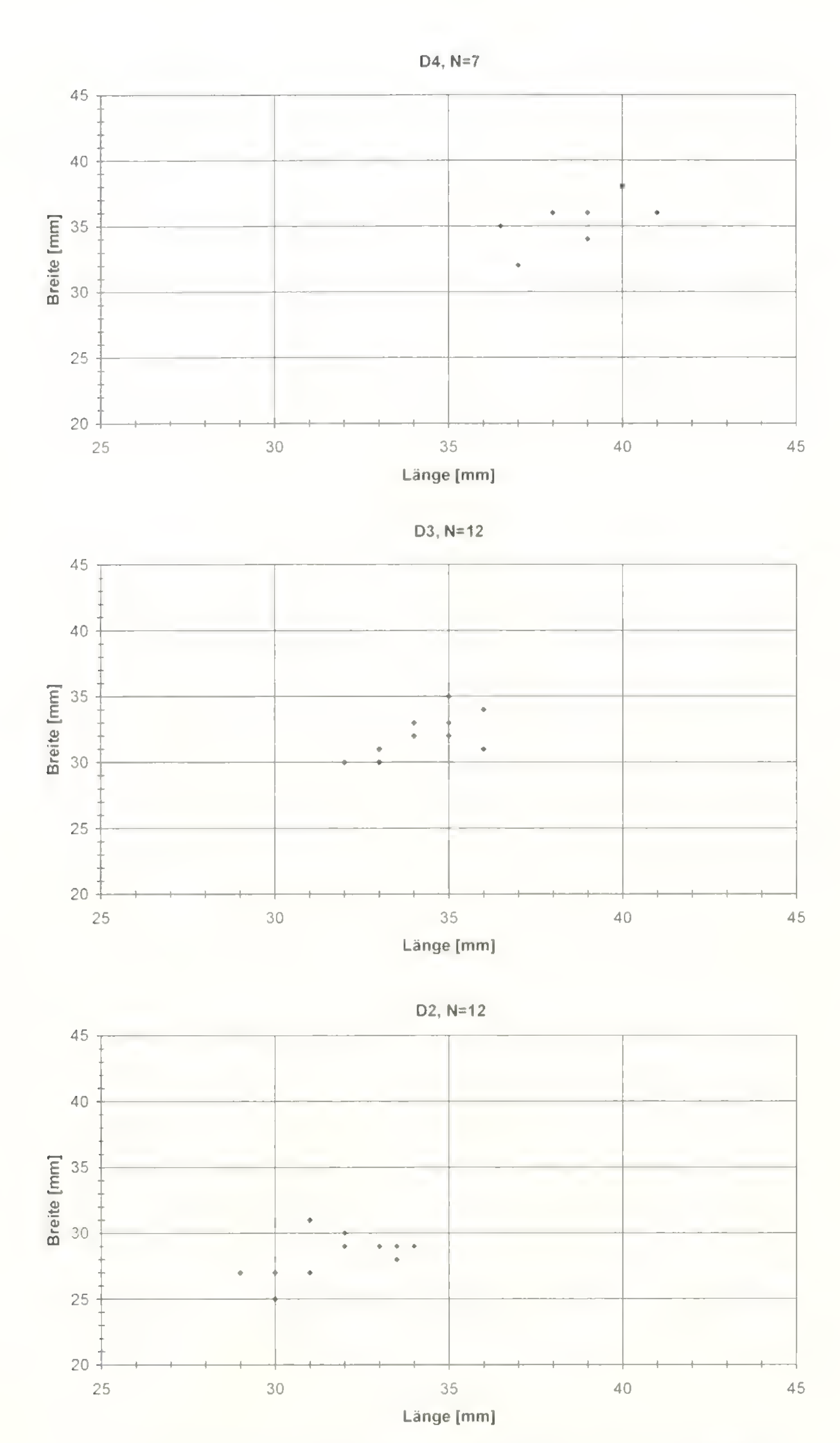


Abb. 73: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen laktealen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*: Die oberen Milchzähne lassen sich anhand ihrer metrischen Merkmale gut unterscheiden; alle Zähne variieren stärker in der Länge und geringfügiger in der Breite.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	s [mm]	V [%]	$s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D^2	12	29,0	34 0	5 0	31 9	5 8	18 1	1,66	5 2
D^3	14	32,0	36 0	4 0	34 5	5,4	15.7	1,45	4,2
D^4	7	36,5	41 0	4 5	38 6	11 3	29 2	4.27	11,0

Tab. 78: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen laktealen Prämolaren (D^2- D^4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	± $s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D^2	12	25,0	31,0	6,0	28,3	4,8	16,9	1,38	4 9
D^3	12	30,0	35,0	5,0	32,3	5,8	18,0	1,68	5 2
D^4	7	32,0	38,0	6,0	35,3	10,2	28,8	3,84	10 9

Tab. 79: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen laktealen Prämolaren (D^2- D^4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

3.2.7 Obere Incisiven

Morphologische Beschreibung des oberen I^1

Wie bereits in den allgemeinen Anmerkungen zu den oberen Incisiven in Kap. 2.2.4 angeführt, liegen zwar einige isolierte I^1 von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Taf. 6, Fig. 21-24) vor. Bezüglich des Sexualdimorphismus können jedoch nur Vermutungen angestellt werden, da von beiden Geschlechtern keine I^1 in situ bekannt sind.

Die Krone ist meißelförmig, immer niedrig, in antero-posteriorer Ausdehnung lang gestreckt und gleichbleibend schmal. Anterior läuft die Krone in einer abgerundeten Spitze aus, posterior ist sie breit-gerundet. Die Abkauung setzt zwar zunächst etwas hinter dieser Spitze an, die Spitze bleibt jedoch nicht stehen wie bei *Prosantorhinus germanicus*, sondern die Krone wird auf ganzer Fläche abgekaut. Die Abkauungsflächen sind in ganz unterschiedlichen Stadien erhalten: ganz gering abgekaute Zähne zeigen im mittleren Teil der Außenseite eine Fläche mit ganz schwacher Striation.

Stärker abgekaute Zähne zeigen zwei Abkauungsflächen: eine große an der Außenseite mit starken Abkauungsstriemen und eine kleine schmale an der Innenseite, die glatt poliert ist und eventuell durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme entsteht. Bei ganz stark abgekauten Zähnen ist nur noch eine Abkauungsfläche erhalten mit ganz markanter und tiefer Striation. Eine aufgesetzte, nach lingual verschobene Längskante verläuft gerade von anterior nach posterior über die ganze Krone.

Unterhalb der Schmelzbasis ist der Zahnhals etwas eingeschnürt. Die Wurzel ist sehr lang und schmal, endet terminal nicht zugespitzt, sondern gerade und ist nach außen leicht gekrümmt. Bei einigen Zähnen ist der Zahnhals deutlicher eingeschnürt, die Kronenmorphologie sonst vergleichbar, aber die Wurzel nur halb so lang. Bei diesen Zähnen könnte es sich um weibliche I^1 handeln.

BSP 1959 II	Länge [mm]	Breite [mm]
3597	16	8
3600	17 5	9.5
402	19	11

Tab. 80: Längen- und Breitenangaben zu den oberen I^1 (Geschlecht ?) von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

3.2.8 Untere Molaren

Materialliste der 72 unteren Molaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

11 M_3 BSP 1959 II 3360, 3475, 3476, 3478, 3479, 3484, 3487, 3490, 3491, 3501, 3709
17 M_3 BSP 1959 II 3477, 3480-3483, 3485, 3486, 3489, 3493-3500, 3708 (fragm.)
10 M_2 BSP 1959 II 3666-3669, 3677, 3678, 3685, 3697, 3702, 3704
19 M_2 BSP 1959 II 3665, 3671-3676, 3679-3684, 3686-3688, 4357, 4388, 4400 (fragm.)
8 M_1 BSP 1959 II 3670, 3689, 3692, 3693, 3700, 3701, 3711, 4402
7 M_1 BSP 1959 II 3689-3691, 3695, 3696, 3698, 3703 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität am M_3

Der längste Molar im Unterkiefer ist der M_3 (Taf. 5, Fig. 1-3), der lange nach dem Zahnwechsel als letzter Molar erscheint und deshalb schwächer als alle anderen Molaren abgekaut ist. Das Talonid ist immer länger als das Trigonid, das Hypolophid weit nach hinten gestreckt. Außen- und Innenschenkel des Metalophids sind rechtwinklig, Außen- und Innenschenkel des Hypolophids in stumpfem Winkel gegeneinander geknickt. Durch die Streckung des Hypolophids nach hinten erscheint das Talonid postero-labial breit-gerundet. Die Außenfurche ist bei M_3 am stärksten von allen Unterkieferzähnen nach vorn geneigt. Sie ist fast immer V-förmig und tief, selten U-förmig und rundlich ausgebildet und endet immer im labialen Cingulum. Die Trigonidgrube ist eng mit steilen Innenwänden, die Talonidgrube weit.

Das labiale Cingulum ist sehr variabel in der Ausbildung: oft ist es als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis erkennbar, fehlt aber im Bereich des Talonids. Oft ist es auch nur in der Außenfurche zwischen Talonid und Trigonid etwas oberhalb der Schmelzbasis als Riegel ausgebildet. Gelegentlich kann das labiale Cingulum ganz fehlen, selten ist es entlang der ganzen Außenseite als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis oder auch nur im Bereich des Talonids entwickelt. Rund um den ganzen Zahn ist zwar immer eine feine Horizontalstreifung erkennbar, sie ist jedoch nicht so deutlich wie bei *Prosantorhinus germanicus*. Eine Entoconidrinne fehlt an allen Zähnen.

Das anteriore Cingulum ist immer ausgebildet und zieht als starke Leiste schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids – manchmal auch des Paralophids – leicht gerundet bis zur halben Höhe des Zahnes. Ist nur eine anteriore Cingulum-Leiste am Paraconid vorhanden, so läuft diese auf halber Zahnhöhe sichelförmig aus. Sind sowohl am Paraconid als auch am Paralophid Cingulum-Leisten ausgebildet, verschmelzen diese auf halber Zahnhöhe halbmondförmig. Durch die Druckusur des M_2 ist das anteriore Cingulum jedoch immer mehr oder weniger stark abgenutzt und nur noch schwach erkennbar.

Das posteriore Cingulum ist ebenfalls immer vorhanden, aber recht variabel ausgebildet: meist ist es als Saum mit einem in der Mitte sitzenden Zapfen entwickelt, oft auch als starke Leiste etwas oberhalb der Basis entlang der ganzen posterioren Zahnseite, geht aber nie in das linguale, sondern gelegentlich in das labiale Cingulum über. Selten ist das hintere Cingulum als starker halbmondförmiger Saum vorhanden. Das posteriore Cingulum ist ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal im Vergleich zu den übrigen Molaren: da der M_3 der letzte Zahn im Unterkiefer ist, ist das posteriore Cingulum immer deutlich erkennbar und nie durch Druckusur abgenutzt. Bei 50% der M_3 ist das linguale Cingulum als schwacher Saum bzw. Riegel nur am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube etwas oberhalb der Schmelzbasis vorhanden; oft tritt es auch nur als Riegel am Ausgang der Trigonidgrube auf, selten fehlt es völlig.

Bei vielen Zähnen endet die Rinne in der Talonidgrube höher als die Schmelzbasis im lingualen Cingulum-Riegel. Ist kein lingualer Cingulum-Riegel vorhanden, endet sie oberhalb der Schmelzbasis; ganz selten läuft sie in Höhe der Basis aus.

Morphologische Merkmale und Variabilität an M_2 und M_1

Gemeinsamkeiten: Das posteriore Cingulum ist immer als kräftiger halbmondförmiger Saum ausgebildet, der etwas oberhalb der Basis postero-labial ansetzt, rundlich bis fast auf halbe Höhe des Zahnes verläuft und posterior am Entoconid endet. Das hintere Cingulum ist nie mit dem lingualen und/oder labialen Cingulum verbunden und durch die Druckusur des nachfolgenden M_3 meist stark abgenutzt.

Ein anteriores Cingulum ist ebenfalls immer als deutliche Leiste ausgebildet, die etwas oberhalb der Basis des Paralophids und Paraconids ansetzt. Auf halber Höhe des Zahnes laufen dann beide Cingulum-Leisten als halbmondförmiger Saum zusammen. Auch das anteriore Cingulum ist durch die Druckusur des Nachbarzahnes meist stark abgenutzt. Bei den meisten Zähnen ist ein linguales Cingulum nicht vorhanden, gelegentlich ist es nur als schwacher Riegel am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube oberhalb der Schmelzbasis vorhanden, manchmal tritt es auch nur am Ausgang der Trigonidgrube als Riegel auf.

Talonid und Trigonid sind wie bei M_3 entwickelt und das Hypolophid ist ebenfalls weit nach hinten gestreckt. Die Trigonidgrube ist eng mit steilen Innenwänden, die Talonidgrube weit; die Rinne in der Talonidgrube endet immer höher als die Schmelzbasis im lingualen Cingulum sofern dieses vorhanden ist. Eine Entoconidrinne fehlt immer.

Unterschiede: Der vorletzte untere Molar (Taf. 5, Fig. 4-6) ist etwas kürzer als der M_3, Breite und Morphologie beider Zähne sind ähnlich bis auf das posteriore Cingulum, welches M_2 und M_3 deutlich unterscheidet.

Der erste untere Backenzahn (Taf. 5, Fig. 7-10) ist etwas kürzer und besonders im Trigonidbereich schmaler als die übrigen Molaren. Er bricht als erster Backenzahn vor dem Zahnwechsel durch, ist deshalb am längsten in Gebrauch und dementsprechend meist stark – besonders im Bereich des Trigonids – abgekaut.

Wie bei *Prosantorhinus germanicus* erfolgte die Bestimmung der isolierten M_1 und M_2 anhand von Unterkiefer-Zahnreihen, da die Zähne durch ihre Uniformität schwer unterscheidbar sind. Bei fast der Hälfte der M_2 ist das labiale Cingulum nur in der Außenfurche zwischen Talonid und Trigonid etwas oberhalb der Basis als Riegel entwickelt, gelegentlich ist es als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Talonids; selten fehlt es völlig. Das labiale Cingulum ist bei 50% der M_1 als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis, aber nur im Bereich des Trigonids ausgebildet; oft kommt es auch nur als Riegel in der Außenfurche zwischen Talonid und Trigonid etwas oberhalb der Basis vor.

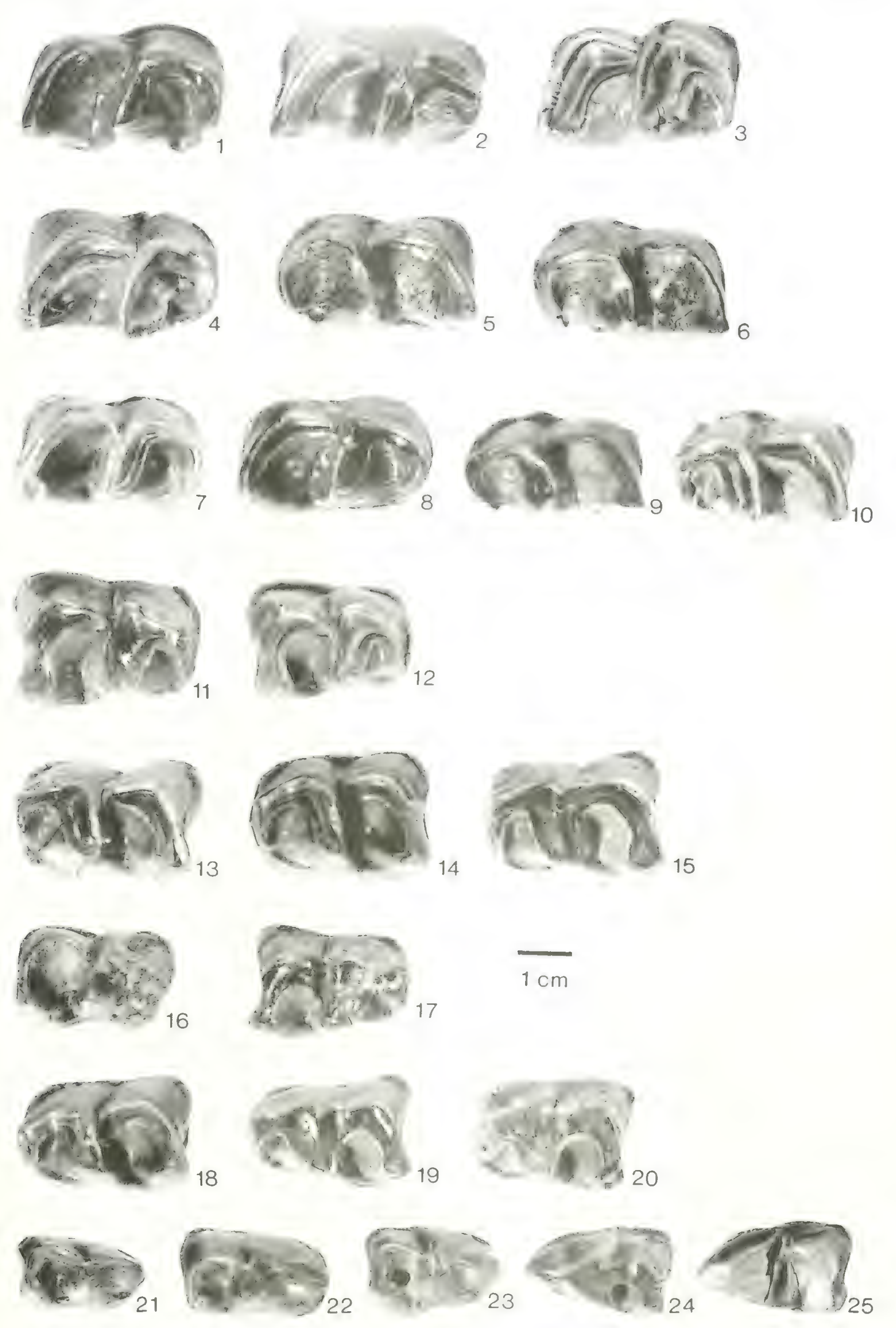
M_2: Die Außenfurche zwischen Trigonid und Talonid ist wie bei M_3 leicht nach vorn geneigt, aber bei fast allen Zähnen weit und U-förmig.

Die labiale Furche ist am M_1 etwas schwächer nach vorn geneigt als bei den übrigen Molaren und fast immer U-förmig und flach ausgebildet. Sie beginnt im labialen Cingulum-Riegel und ist etwas oberhalb davon als Furche noch nicht erkennbar. Erst nahe der Kaufläche bildet sich eine ganz breite und flache Furche heraus. Eine zarte Horizontalstreifung ist am M_2 besonders labial und posterior erkennbar, hinzu kommt eine unterschiedlich stark ausgeprägte senkrechte Riefung, die typisch für *Plesiaceratherium fahlbuschi* ist. Auf der Lingualseite der M_1 ist eine zarte Horizontalstreifung vorhanden, auf der Außenseite ist eine leichte senkrechte Riefung erkennbar.

Tafel 5

Plesiaceratherium fahlbuschi (Heissig, 1972)
Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, Externseite zeigt nach oben

Fig. 1: M_3 sin, BSP 1959 II 3478.
Fig. 2: M_3 sin, BSP 1959 II 3484.
Fig. 3: M_3 sin, BSP 1959 II 3487.
Fig. 4: M_2 sin, BSP 1959 II 3666.
Fig. 5: M_2 dex, BSP 1959 II 3685.
Fig. 6: M_2 dex, BSP 1959 II 3678.
Fig. 7: M_1 sin, BSP 1959 II 4402.
Fig. 8: M_1 sin, BSP 1959 II 3692.
Fig. 9: M_1 dex, BSP 1959 II 3703.
Fig. 10: M_1 dex, BSP 1959 II 3700.
Fig. 11: P_4 sin, BSP 1959 II 3451.
Fig. 12: P_4 sin, BSP 1959 II 3413.
Fig. 13: P_4 dex, BSP 1959 II 3465.
Fig. 14: P_4 dex, BSP 1959 II 3469.
Fig. 15: P_4 dex, BSP 1959 II 3471.
Fig. 16: P_3 sin, BSP 1959 II 3409.
Fig. 17: P_3 sin, BSP 1959 II 3404.
Fig. 18: P_3 dex, BSP 1959 II 3416.
Fig. 19: P_3 dex, BSP 1959 II 3423.
Fig. 20: P_3 dex, BSP 1959 II 3418.
Fig. 21: P_2 sin, BSP 1959 II 3386.
Fig. 22: P_2 sin, BSP 1959 II 3378.
Fig. 23: P_2 sin, BSP 1959 II 3389.
Fig. 24: P_2 dex, BSP 1959 II 3399.
Fig. 25: P_2 dex, BSP 1959 II 3398.



PETER, K.: Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

Variabilität morphologischer Merkmale der unteren Molaren (M_3-M_1) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*
(Tab. 81-86, Abb. 74-76)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ **[mm]**	± s **[mm]**	V [%]	± $s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M_1	10	33.5	39.0	5.5	35.8	8.0	22.3	2.52	7.0
M_2	10	35.0	40.0	5.0	37.5	8.4	22.5	2.66	7.1
M_3	11	36.0	42.0	6.0	39.5	8.4	21.3	2.54	6.4

Tab. 81: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren Molaren (M_1-M_3) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ **[mm]**	± s **[mm]**	V [%]	± $s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M_1	10	22.0	24.0	2.0	23.4	4.1	17.5	1.30	5.5
M_2	16	23.0	26.5	3.5	24.4	2.2	9.2	0.56	2.3
M_3	22	21.0	27.0	6.0	23.5	1.5	6.3	0.32	1.3

Tab. 82: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren Molaren (M_1-M_3) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

Merkmals-ausprägung	Schema	M_3 K		M_2 K		M_1 K	
A		1	p_o=30% **6%** p_u=0%	9	p_o=76% **53%** p_u=26%	6	p_o=99% **86%** p_u=45%
B		7	p_o=69% **44%** p_u=18%	3	p_o=43% **18%** p_u=3%	1	p_o=55% **14%** p_u=1%
C		8	p_o=75% **50%** p_u=25%	5	p_o=57% **29%** p_u=10%	0	p_o=38% **0%** p_u=0%
		n=16		n=17		n=7	

Tab. 83: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den unteren Molaren M_1-M_3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.



A Das linguale Cingulum fehlt.

B Das linguale Cingulum ist als schwacher Riegel nur am Ausgang der Trigonidgrube etwas oberhalb der Schmelzbasis vorhanden.

C Das linguale Cingulum ist als schwacher Riegel nur am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube etwas oberhalb der Schmelzbasis vorhanden.

Merkmals-ausprägung	Schema	M_3 K		M_2 K		M_1 K	
A		7	p_o=53% **32%** p_u=13%	10	p_o=98% **91%** p_u=68%	9	p_o=92% **69%** p_u=37%
B		15	p_o=86% **68%** p_u=45%	1	p_o=28% **9%** p_u=1%	4	p_o=61% **31%** p_u=8%
		n=22		n=11		n=13	

Tab. 84: Merkmalskomplex: labiale Furche an den unteren Molaren M_1-M_3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.



A Die labiale Furche zwischen Trigonid und Talonid ist U-förmig und flach ausgebildet.

B Die labiale Furche zwischen Trigonid und Talonid ist V-förmig und tief ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M_1	K	M_2	K	M_3
A		4	p =40% 18% p =5%	4	p =43% 20% p =6%	0	p =27% 0% p =0%
B		8	p =57% 36% p =17%	9	p =68% 45% p =23%	5	p =72% 42% p =15%
C		1	p =22% 5% p =0%	0	p =17% 0% p =0%	0	p =27% 0% p =0%
D		8	p =57% 36% p =17%	7	p =58% 35% p =16%	7	p =84% 58% p =27%
E		1	p =22% 5% p =0%	0	p =17% 0% p =0%	0	p =27% 0% p =0%
		n=22		n=20		n=12	

Tab. 84: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren Molaren M_1-M_3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Das labiale Cingulum fehlt.

B Das labiale Cingulum ist nur in der Außenfurche zwischen Talonid und Trigonid etwas oberhalb der Schmelzbasis als Riegel ausgebildet.

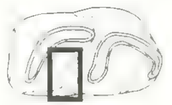
C Das labiale Cingulum ist als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Trigonids.

D Das labiale Cingulum ist als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Talonids.

E Das labiale Cingulum ist als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	M_1	K	M_2	K	M_3
A		9	p =66% 43% p =21%	12	p =89% 71% p =42%	6	p =97% 75% p =35%
B		10	p =70% 48% p =25%	5	p =57% 29% p =10%	2	p =65% 25% p =3%
C		2	p =30% 9% p =1%	0	p =21% 0% p =0%	0	p =37% 0% p =0%
		n=21		n=17		n=8	

Tab. 86: Merkmalskomplex: Talonidgrube an den unteren Molaren M_1-M_3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*



A Die Rinne in der Talonidgrube liegt höher als die Schmelzbasis.

B Die Rinne in der Talonidgrube liegt höher als die Schmelzbasis und endet im lingualen Cingulum.

C Die Rinne in der Talonidgrube läuft lingual in Höhe der Schmelzbasis aus.

3.2.9 Untere Prämolaren

Materialliste der 93 unteren Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

17	P_4	BSP 1959 II 3411-3413, 3447, 3450-3453, 3455-3457, 3463, 3465, 3469, 3470-3472
13	P	BSP 1959 II 3448, 3449, 3458-3462, 3464, 3466-3468, 3474, 3712 (fragm.)
13	P	BSP 1959 II 3404, 3406, 3407, 3409, 3410, 3415-3418, 3420, 3421, 3423, 4349
7	P	BSP 1959 II 3405, 3408, 3414, 3419, 3422, 3424, 3454 (fragm.)
19	P_2	BSP 1959 II 3378, 3382, 3383, 3385-3393, 3395, 3396, 3398, 3399, 3401, 4350, 4393
12	P	BSP 1959 II 3379-3381, 3384, 3394, 3397, 3400, 3402, 3403, 3443, 4372, 4408 (fragm.)
11	P	BSP 1959 II 3369, 3371-3377, 3713, 4368, 4404
1	P	BSP 1959 II 3370 (fragm.)

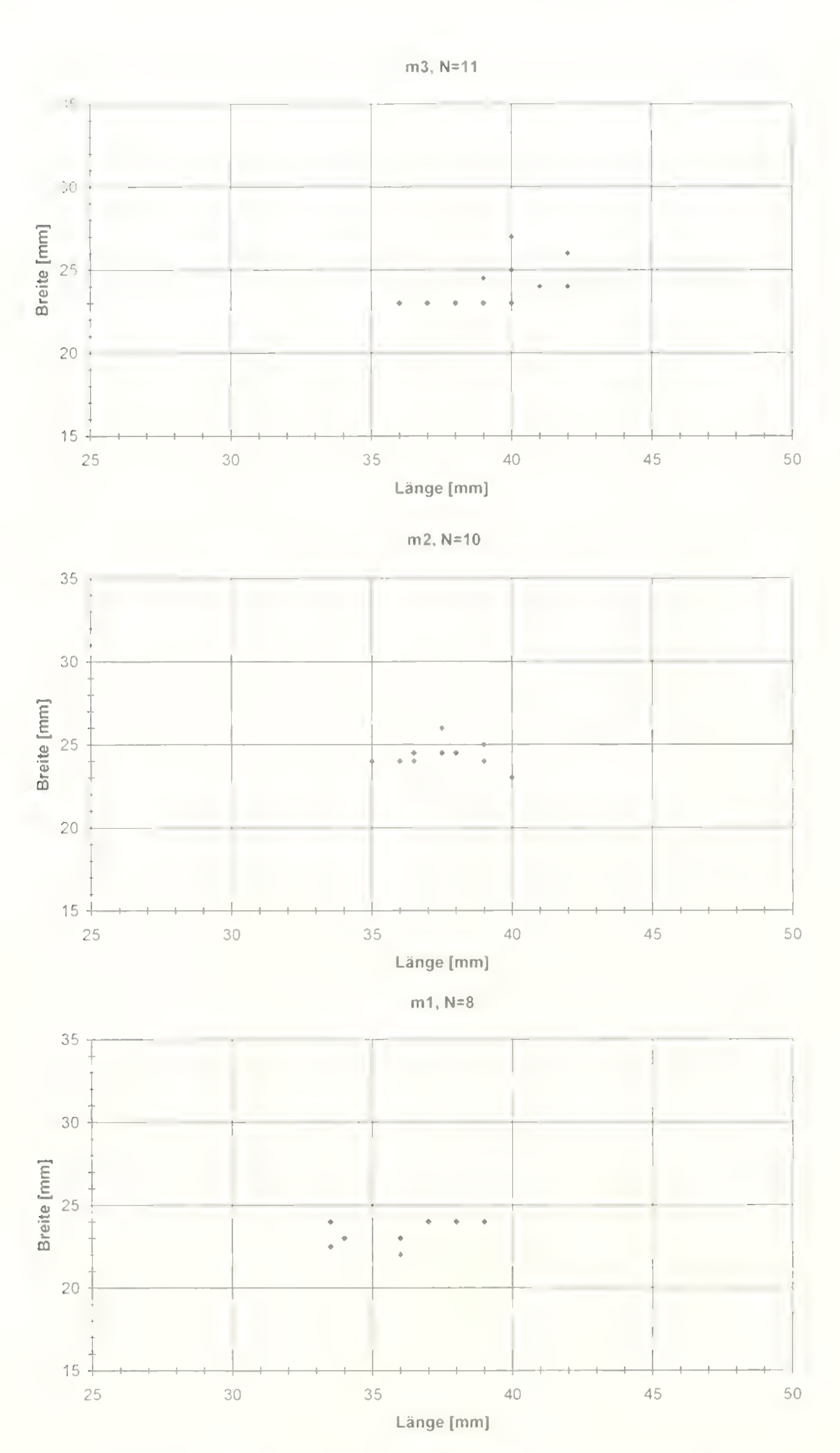


Abb. 74: Streudiagramme zur Breite und Länge der unteren Molaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*: Die unteren Molaren – besonders M_1 und M_2 – lassen sich anhand der metrischen Merkmale nicht gut unterscheiden; die Längenwerte streuen stärker, die Breitenwerte sind einheitlicher.

Morphologische Merkmale und Variabilität am P_4(Taf. 5, Fig. 11-15) und P_3 (Taf. 5, Fig. 16-20) von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Tab. 87-90)

Gemeinsamkeiten: Das posteriore Cingulum ist bei allen Zähnen deutlich entwickelt und verläuft von postero-labial etwas oberhalb der Basis schräg bis auf halbe Höhe des Zahnes, wo es sichelförmig ausläuft. Das posteriore Cingulum ist an der hinteren Zahnseite meist stark durch Druckusur abgenutzt und kann ohne Unterbrechung in das labiale Cingulum übergehen. Ein anteriores Cingulum ist ebenfalls immer als markanter Saum vorhanden, der schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids und etwas schwächer an der Basis des Paralophids Richtung Kaufläche zieht, wobei etwa auf halber Höhe der anterioren Zahnseite beide Cingulumsäume halbmondförmig zusammenlaufen. Auch das anteriore Cingulum ist am Paralophid durch die Druckusur des Nachbarzahnes meist stark abgenutzt.

Das linguale Cingulum ist fast immer in Form von zwei kleinen kurzen Riegeln am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis entwickelt, gelegentlich fehlt es ganz. Eine Entoconidrinne ist nie ausgebildet. Die Rinne in der Talonidgrube endet bei den meisten Zähnen im lingualen Cingulum-Riegel; sofern dieser fehlt, endet sie weit oberhalb der Basis.

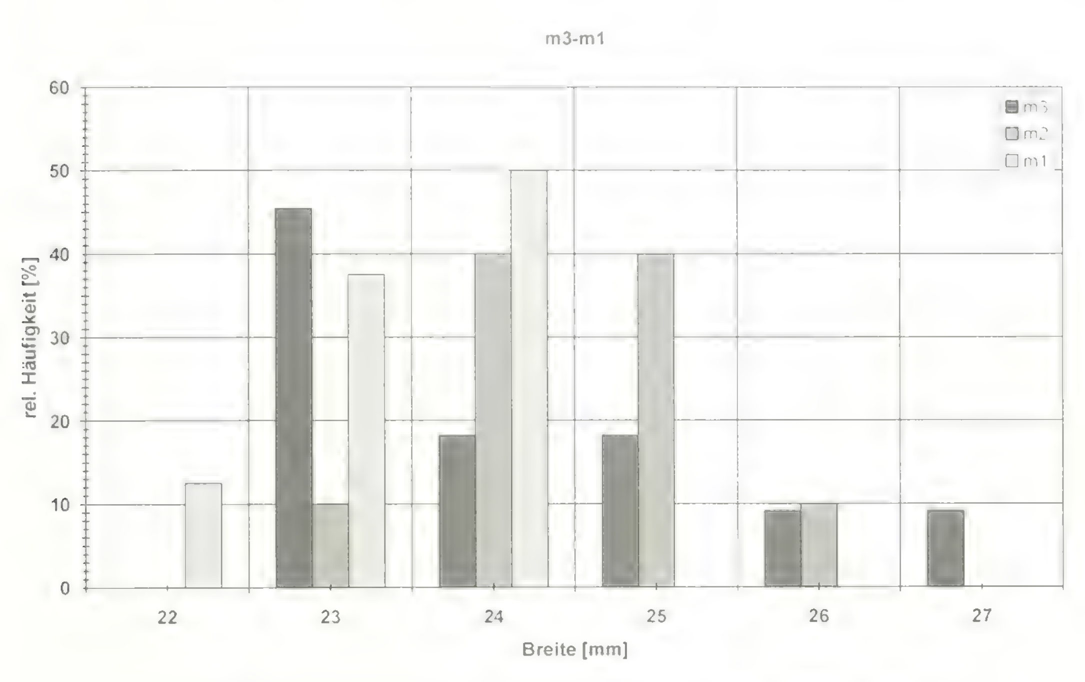


Abb. 75: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren Molaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

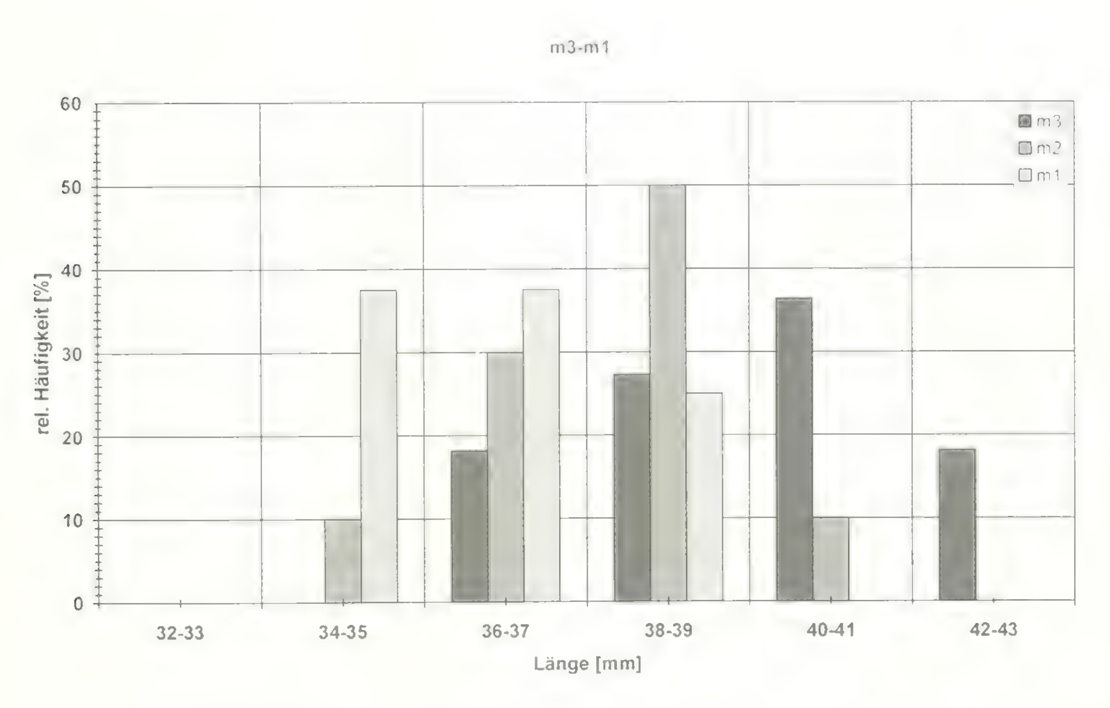


Abb. 76: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren Molaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

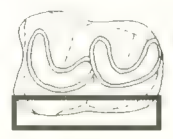
Merkmals-ausprägung	Schema	K	P	K	P_4
A		3	p_o=43% **18%** p_u=3%	5	p_o=42% **20%** p_u=7%
B		14	p_o=97% **82%** p_u=56%	20	p_o=93% **80%** p_u=58%
		n=17		n=25	

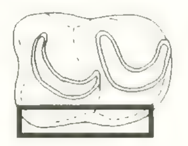
Tab. 87: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den unteren Prämolaren P_3 und P_4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Das linguale Cingulum fehlt.

B Das linguale Cingulum ist nur als zarter Riegel am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube ca. 1 cm über der Schmelzbasis ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	P	K	P_4
A		0	p_o=22% **0%** p_u=0%	4	p_o=42% **19%** p_u=5%
B		3	p_o=47% **20%** p_u=5%	3	p_o=37% **14%** p_u=3%
C		2	p_o=38% **13%** p_u=2%	3	p_o=37% **14%** p_u=3%
D		4	p_o=53% **27%** p_u=8%	5	p_o=47% **24%** p_u=8%
E		6	p_o=67% **40%** p_u=17%	6	p_o=52% **29%** p_u=11%
		n=15		n=21	





Tab. 88: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren Prämolaren P_3 und P_4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Das labiale Cingulum ist nur als Riegel in der Außenfurche zwischen Talonid und Trigonid ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

B Das labiale Cingulum ist als deutlich gerunzelter Saum ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Trigonids.

C Das labiale Cingulum ist als deutlich gerunzelter Saum ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Talonids.

D Das labiale Cingulum ist als gerunzelter Saum nur postero-labial und antero-labial ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

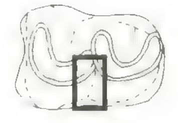
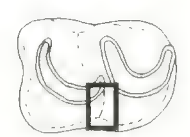
E Das labiale Cingulum ist als durchgehender, deutlich gerunzelter Saum ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

Unterschiede: Der letzte untere Prämolar ist deutlich kürzer als der M_1; Talonid und Trigonid sind – im Gegensatz zu den Molaren – gleich lang. Außen- und Innenschenkel des Metalophids sind spitzwinklig geknickt. Der kurze Außenschenkel des Hypolophids bildet mit dem Innenschenkel nahezu einen rechten Winkel. Der P_3 ist etwas kürzer als der P_4 und im vorderen Teil verschmälert. Das Paralophid bildet nur noch einen kurzen Haken, der nicht oder nur ganz leicht nach lingual umbiegt. Innen- und Außenschenkel des Hypolophids bilden einen spitzen, selten einen rechten Winkel; Innen- und Außenschenkel des Metalophids sind im stumpfen Winkel geknickt. Das Trigonid ist immer länger als das Talonid ausgebildet.

Ein labiales Cingulum ist am P_4 immer vorhanden, aber sehr variabel, ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis, ausgebildet: oft als durchgehender oder nur postero-labial und antero-labial deutlich gerunzelter Saum. Es kann auch nur als Riegel in der Außenfurche zwischen Talonid und Trigonid oder als deutlich gerunzelter Saum nur im Bereich des Trigonids oder nur im Bereich des Talonids entwickelt sein. Das labiale Cingulum ist am P_3 wie bei P_4 sehr variabel immer als gerunzelter Saum weit oberhalb der Basis ausgebildet: meist als durchgehende Leiste entlang der gesamten Außenseite, oft auch nur postero-labial und antero-labial als kurze Leisten oder nur im Talonid- oder nur im Trigonidbereich.

Die labiale Furche ist am P_4 leicht nach vorn geneigt und bei den meisten Zähnen U-förmig und weit; sie beginnt etwas oberhalb der Basis bzw. am labialen Cingulum (sofern vorhanden) und verläuft bis zur Kaufläche. Die Außenfurche ist am P_3 schwächer als bei P_4 nach vorn geneigt, beginnt meist am labialen Cingulum und verläuft weit und U-förmig bis zur Kaufläche; nur bei wenigen Zähnen ist sie markant, V-förmig, aber nicht tief entwickelt.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	P	K	P_4
A		8	p_o=77% **53%** p_u=23%	15	p_o=81% **62,5%** p_u=40%
B		7	p_o=72% **47%** p_u=21%	9	p_o=58% **37,5%** p_u=18%
		n=15		n=24	

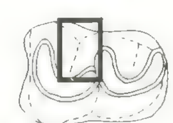
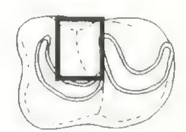



Tab. 89: Merkmalskomplex: labiale Furche an den unteren Prämolaren P_3 und P_4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist U-förmig und weit.

B Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist V-förmig und tief.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	P	K	P_4
A		5	p_o=72% **42%** p_u=15%	10	p_o=67% **45%** p_u=23%
B		7	p_o=84% **58%** p_u=27%	12	p_o=75% **55%** p_u=31%
		n=12		n=22	

Tab. 90: Merkmalskomplex: Talonidgrube an den unteren Prämolaren P_3 und P_4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Die Rinne in der Talonidgrube endet höher als die Schmelzbasis.

B Die Rinne in der Talonidgrube endet höher als die Schmelzbasis im lingualen Cingulum.

Rund um den gesamten P_4 – jedoch vorwiegend auf der Außenseite – ist eine ganz schwache Horizontalstreifung und eine deutliche senkrechte Riefung erkennbar. Eine Horizontalstreifung ist an der Außenseite des P_3 nicht erkennbar; die senkrechte Riefung ist jedoch an der Externseite deutlich sichtbar.

Morphologische Merkmale und Variabilität am P_2
(Taf. 5, Fig. 21-25)

Der zweite untere Prämolar (Taf. 5, Fig. 21-25) ist kürzer und deutlich schmaler als die hinteren Zähne und besonders im vorderen Teil deutlich reduziert: ein Paralophid ist nicht mehr vorhanden, das Trigonid setzt sich deshalb nur aus einem in Längserstreckung des Kiefers liegenden Außen- und einem im stumpfen Winkel am Protoconid abgeknickten, nach hinten gebogenen Innenschenkel zusammen. Das Trigonid ist stets länger als das Talonid. Das Talonid besteht aus einem sehr kurzen Hypolophid-Außenschenkel und einem dazu rechtwinklig geknickten längeren Innenschenkel; der Zahn ist anterior spitz, posterior breit zugerundet.

Eine Trigonidgrube ist als solche nicht mehr ausgebildet; oft ist nur noch eine flache, längliche Eindellung erkennbar oder eine mehr oder weniger tiefe, aber weite und U-förmige Furche. Die Talonidgrube ist eng mit einer kurzen Rinne, die weit oberhalb der Basis oder im lingualen Cingulum endet.

Das linguale Cingulum ist meist nur als kleiner, kurzer Riegel am Ausgang der Talonidgrube entwickelt. Das labiale Cingulum ist fast immer als starke, durchgehende und deutlich gerunzelte Leiste ausgebildet, die hoch über der Schmelzbasis liegt und oft ohne Unterbrechung in das anteriore und posteriore Cingulum übergeht; gelegentlich ist das Außencingulum auch nur in der labialen Furche vorhanden. Das anteriore Cingulum zieht vom labialen Cingulum aus schräg bis auf halbe Höhe der anterioren Zahnseite; gelegentlich ist auch von antero-lingual ein schräger, aber schwächerer Cingulum-Saum entwickelt, der mit dem antero-labialen zusammenläuft. Das posteriore Cingulum ist immer kräftig als halbmondförmiger Saum vorhanden, aber durch die Druckusur des nachfolgenden P_3, ebenso wie die Wand oberhalb des Cingulums, stark abgenutzt.

Die schwache Außenfurche ist etwas nach vorn geneigt und erstreckt sich oberhalb des labialen Cingulums flach und breitgerundet, etwas unterhalb der Kaufläche tiefer und V-förmig. Auf der Außenseite ist bei einigen Zähnen eine flache, mehr oder weniger deutliche Paraconidfurche entwickelt, die sich oberhalb des Außencingulums bis zur Kaufläche erstreckt. Eine Entoconidrinne ist nie vorhanden; eine Horizontalstreifung nicht erkennbar, dafür aber eine senkrechte Riefung – besonders an der Außenseite – deutlich ausgeprägt.

Morphologische Beschreibung des P_1
(Taf. 6, Fig. 1-4; Taf. 8, Fig. 2-3)

Der erste Prämolar ist – wie im Oberkiefer – der kleinste Zahn mit stark reduziertem Kronenmuster (Taf. 6, Fig. 1-4; Taf. 8, Fig. 2-3); er ist jedoch im Vergleich zum P_1 von *Prosantorhinus germanicus* wesentlich größer. Er erscheint ebenfalls kurz nach den Milchzähnen und fällt auch früh wieder aus, wonach die Alveole wieder zuwächst. Der Zahn sitzt immer unterhalb der Kaufläche der übrigen Zähne und ist deshalb meist nicht oder nur ganz gering an der Spitze abgekaut. Der P_1 ist einspitzig, lang und vorne etwas schmaler als hinten. Eine Längskante, bestehend aus dem Paraconid- und Hypolophid-Außenschenkel verläuft von vorn nach hinten über den gesamten Zahn; das Protoconid bildet den höchsten Punkt des Zahnes. Eine Trigonidgrube ist nur noch okklusal ganz schwach angedeutet, da der Protoconid-Innenschenkel völlig reduziert ist, bzw. gelegentlich nur noch ein ganz kurzes Häkchen bildet.

Das Talonid ist noch deutlich entwickelt, die Talonidgrube jedoch schmal und eng, ohne Rinne, aber nach lingual ganz geschlossen. Vom höchsten Punkt des Zahnes laufen zwei mehr oder weniger starke Außenfurchen in spitzem Winkel divergierend bis fast zur Schmelzbasis. Anterior ist ein kurzes, schwaches Cingulum etwas oberhalb der Basis vorhanden; lingual und labial fehlt es bzw. ist postero-lingual am Ausgang der Talonidgrube als kleiner Riegel ausgebildet.

Außen und innen ist eine feine senkrechte Riefung erkennbar; die Wurzel ist in beiden Richtungen schmaler als die Krone, labial konvex, lingual eben und insgesamt nur schwach nach außen gebogen. Die Wurzel ist einwurzelig, endet terminal gerade und kann lingual eine Furche tragen.

Wie im Oberkiefer gibt es auf dieser Zahnposition nur einen Zahn; der D_1 wird nicht ausgebildet. Von *Plesiaceratherium fahlbuschi* liegen einige isolierte P_1 vor, jedoch nur ein Unterkiefer mit dem ersten Prämolaren in situ.

Variabilität der unteren Prämolaren (P_1-P_4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*
(Tab. 91-92, Abb. 77-79)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P_1	11	12,0	17,0	5,0	14,2	1,9	13,1	0,56	3,9
P_2	20	25,0	31,0	6,0	27,0	2,2	8,3	0,50	1,9
P_3	14	29,0	39,0	10,0	31,9	5,2	16,3	1,38	4,3
P_4	19	32,0	37,0	5,0	34,1	3,7	10,9	0,85	2,5

Tab. 91: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren Prämolaren (P_1-P_4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

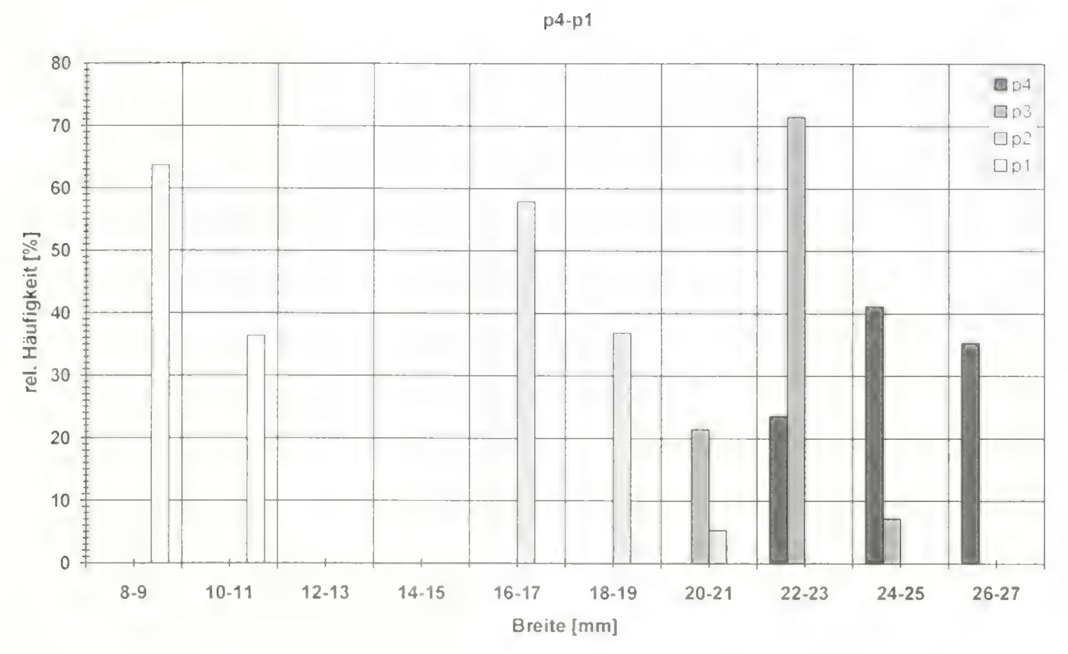


Abb. 77: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

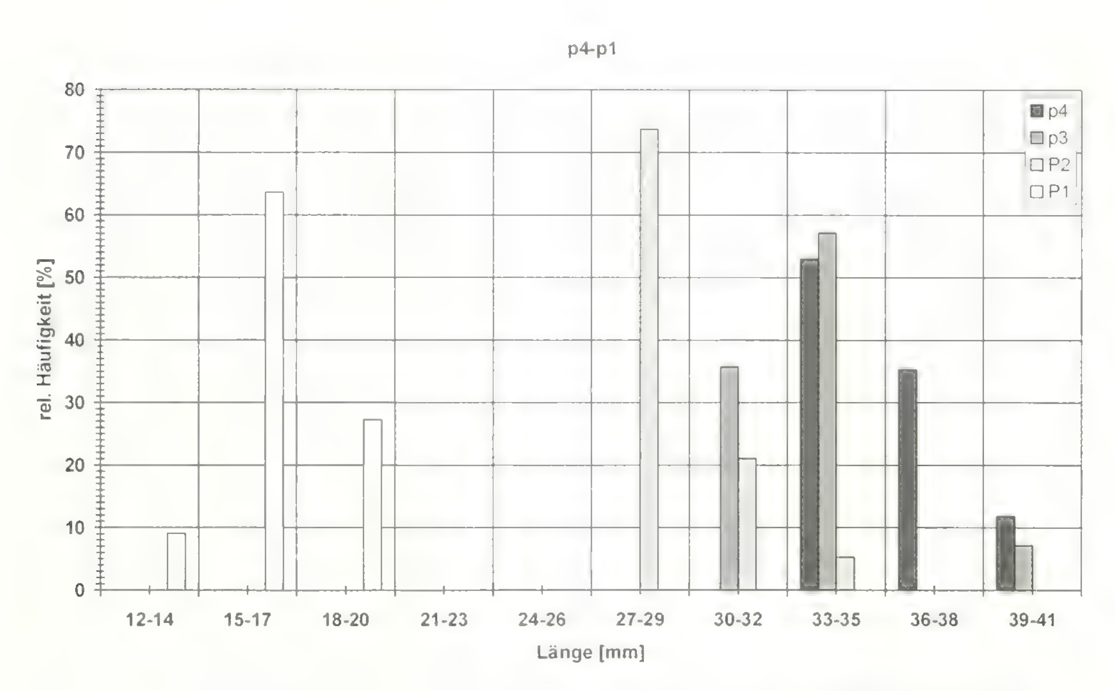


Abb. 78: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	± s [mm]	V [%]	± $s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P_1	12	7,5	9,0	1,5	8,2	1,2	14,7	0,35	4,2
P_2	25	14,5	27,0	12,5	16,8	2,9	17,1	0,57	3,4
P_3	17	19,0	23,0	4,0	21,1	1,4	6,5	0,33	1,6
P_4	22	21,0	26,0	5,0	24,0	1,5	6,3	0,32	1,3

Tab. 92: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren Prämolaren (P_1-P_4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

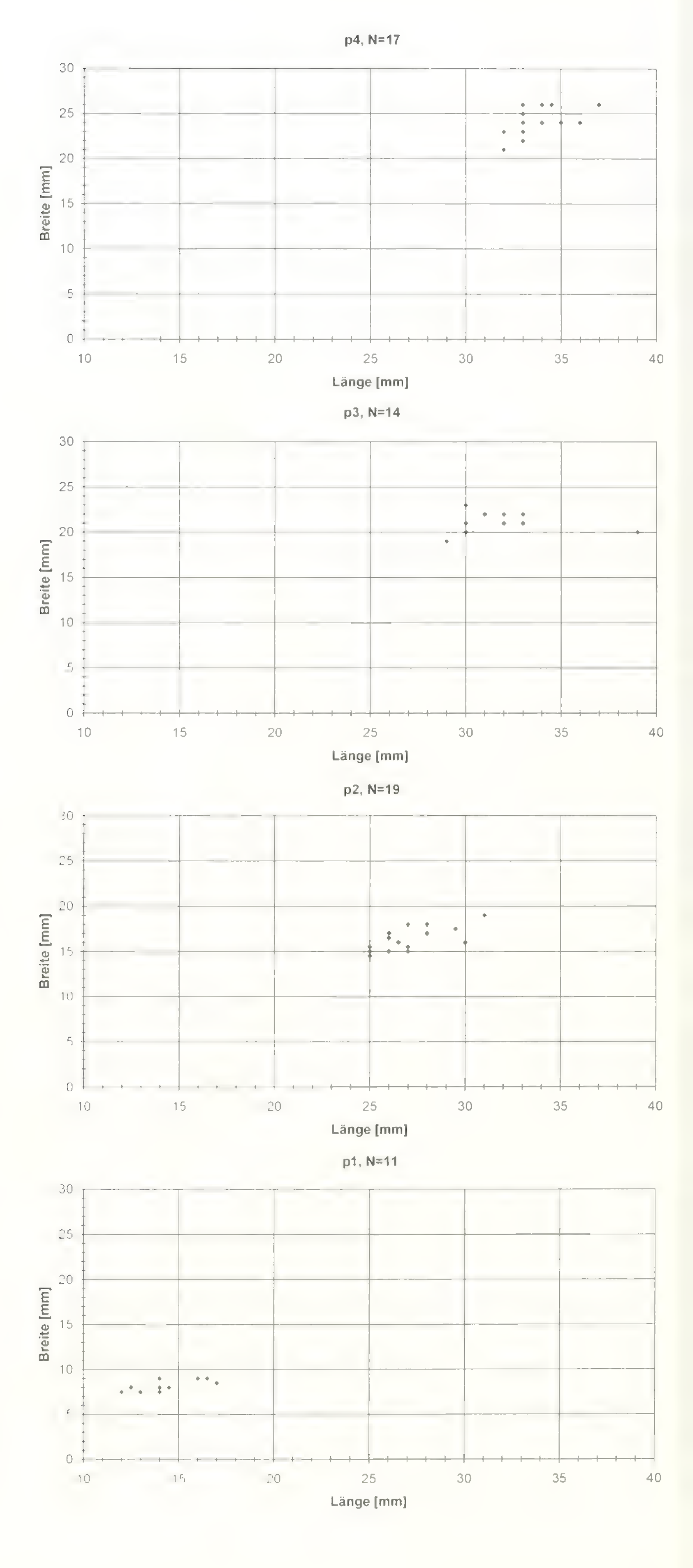


Abb. 79: Streudiagramme zur Breite und Länge der unteren Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*: Die unteren Prämolaren lassen sich durch die metrischen Merkmale deutlich unterscheiden; die Werte streuen stärker in der Länge und sind in der Breite recht konstant.

3.2.10 Untere lakteale Prämolaren

Materialliste der 77 unteren laktealen Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

13	D_4	BSP 1959 II 3153, 3156-3160, 3162, 3164-3165, 3430, 3436, 4354, 4370
10	D_4	BSP 1959 II 3152, 3154, 3155, 3161, 3163, 3429, 3431, 3432, 4355, 4399 (fragm.)
12	D_3	BSP 1959 II 3126, 3131-3133, 3135, 3142, 3147, 4348, 4365a, 4371, 4374, 4375
25	D_3	BSP 1959 II 3125, 3127, 3129, 3130, 3134, 3138-3141, 3143-3146, 3148, 3150, 3434, 3435, 3437, 4379, 4380, 4385, 4386, 4397, 4403, 4412 (fragm.)
11	D_2	BSP 1959 II 3113, 3115, 3117-3121, 3123, 3710, 4369, 4390
6	D_2	BSP 1959 II 3114, 3116, 3124, 3433, 4358, 4382 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität am D_4

Wie bei *Prosantorhinus germanicus*, so ist auch bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* der letzte lakteale Prämolar (Taf. 6, Fig. 5-8) der größte und vom morphologischen Aufbau als einziger Milchzahn den Molaren analog; er ist jedoch deutlich schmaler, kürzer und niedriger. Das Talonid ist stets etwas länger als das Trigonid. Innen- und Außenschenkel des Metalophids sind im stumpfen Winkel geknickt, wobei der kürzere Innenschenkel nach hinten gestreckt ist; der Außenschenkel liegt gelegentlich genau parallel zur Längserstreckung des Kiefers, meist ist er jedoch nach antero-lingual ausgerichtet. Das Paralophid ist weit nach lingual eingedreht, aber immer nur einästig ausgebildet; eine Paralophidgrube ist deshalb nie vorhanden.

Der kurze Hypolophid-Außenschenkel und der lange, weit nach hinten gestreckte Innenschenkel sind in einem noch größeren stumpfen Winkel geknickt. Eine Protoconidfalte ist bei den meisten Zähnen ausgebildet und springt schwach gerundet in die Trigonidgrube vor; eine Entoconidrinne fehlt immer. Bei frischen Zähnen fällt der Außenschenkel des Hypolophids schwach nach vorn ab.

Das anteriore Cingulum ist bei allen Zähnen als deutlicher Saum ausgebildet, der schräg, etwas oberhalb der Schmelzbasis des Paraconids ansetzt und bis etwa auf halbe Höhe der anterioren Zahnseite zieht; gelegentlich geht das anteriore Cingulum direkt in das labiale Cingulum über. Die Wand oberhalb des anterioren Cingulums und manchmal auch das anteriore Cingulum selbst sind gelegentlich schwach durch Druckusur des vorangehenden D_3 abgenutzt, jedoch deutlich schwächer als bei den adulten Zähnen, da die Milchzähne viel kürzer in Gebrauch sind. Ein posteriores Cingulum ist auch stets als markante Leiste erkennbar, die sich etwas oberhalb der Basis schräg von postero-labial bis auf halbe Höhe des Zahnes erstreckt. Das hintere Cingulum ist nie oder nur ganz schwach durch Druckusur abgenutzt, da der D_4 der letzte lakteale Zahn im Unterkiefer ist und nur kurze Zeit mit dem nachfolgenden M_1 zusammen auftritt.

Ein linguales Cingulum fehlt bei fast allen Zähnen; ganz selten kann es als schwacher Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis am Ausgang der Talonid- und/oder Trigonidgrube ausgebildet sein. Eine Wachstumsrinne etwas oberhalb der Basis tritt an der dafür prädestinierten Externseite nie auf. Das labiale Cingulum ist immer vorhanden, aber sehr variabel oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet: meist als Riegel in der Außenfurche zwischen Trigonid und Talonid und als Saum im anterioren Bereich des Trigonids und posterioren Bereich des Talonids; gelegentlich nur im anterioren Bereich des Trigonids und posterioren Bereich des Talonids oder als Saum nur im Bereich des Trigonids; seltener als durchgehender Saum entlang der gesamten Außenseite.

Eine Horizontalstreifung ist nicht erkennbar, dafür aber an der posterioren und labialen Zahnseite eine mehr oder weniger starke senkrechte Riefung ausgebildet. Die Außenfurche ist leicht nach vorn geneigt und immer weit, U-förmig und flach vom Außencingulum bis zur Kaufläche entwickelt. Die Trigonidgrube liegt hoch über der Basis mit steil abfallenden Wänden; die Talonidgrube ist weiter mit einer kurzen Rinne, die oberhalb der Schmelzbasis endet.

Morphologische Merkmale und Variabilität am D_3

Der D_3 (Taf. 6, Fig. 9-15) ist deutlich schmaler, aber nur wenig kürzer als der letzte Milchzahn. Der lange Außenschenkel des Metalophids und der kurze des Hypolophids liegen parallel zur Längserstreckung des Kiefers; der kurze Metalophid-Innenschenkel und der längere des Hypolophids sind stark nach hinten gerichtet, so daß zwei stumpfe Winkel entstehen.

Talonid und Trigonid sind gleich lang; bei frischen Zähnen fällt der Außenschenkel des Hypolophids schwach nach vorn ab. Im Gegensatz zu *Prosantorhinus germanicus*, wo im vorderen Zahnbereich das Paralophid fast immer zweiästig ausgebildet ist, ist es am D_3 von *Plesiaceratherium fahlbuschi* meist nicht gespalten; nur vereinzelt tritt ein zweiästiges, an einem Zahn sogar ein dreiästiges Paralophid mit einer kleinen Paralophidgrube auf.

Ein anteriores Cingulum ist an allen Zähnen als deutliche Leiste erkennbar, die sich etwas oberhalb der Schmelzbasis des Paraconids bis auf halbe Höhe der anterioren Zahnseite erstreckt; selten ist es oberhalb der Basis von Paraconid und Paralophid ausgebildet. Das anteriore Cingulum ist anterior nur geringfügig durch Druckusur abgenutzt. Oft geht das vordere Cingulum direkt in das labiale Cingulum über. Das posteriore Cingulum ist ebenfalls immer als markante Leiste entwickelt, die etwas oberhalb der Basis von postero-labial bis auf halbe Höhe des Zahnes zieht.

Ein linguales Cingulum fehlt bei den meisten Zähnen, selten ist es am Ausgang von Talonid- und Trigonidgrube, gelegentlich auch nur am Ausgang der Trigonidgrube als schwacher Riegel etwas oberhalb der Basis ausgebildet. Auch ein labiales Cingulum ist meist nicht vorhanden, es kann jedoch als Saum nur im anterioren Bereich des Trigonids und im posterioren Bereich des Talonids etwas oberhalb der Basis entwickelt sein und geht dann direkt in das anteriore und posteriore Cingulum über.

Die Trigonidgrube ist weit mit einer bei allen Zähnen deutlich ausgebildeten Protoconidfalte, die okklusal breit-gerundet verläuft und basal keilförmig und zugespitzt endet. Die Talonidgrube ist noch etwas weiter mit flachen Wänden und einer kurzen Rinne, die oberhalb der Basis endet.

Die Außenfurche ist deutlich nach vorn gekippt und meist weit und U-förmig, selten V-förmig, aber nicht tief ausgebildet. Rund um den ganzen Zahn, besonders jedoch an der Externseite, ist eine deutliche senkrechte Riefung erkennbar; eine Entoconidrinne fehlt immer.

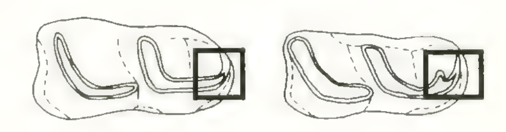
Variabilität morphologischer Merkmale der unteren laktealen Prämolaren (D_4, D_3) von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Tab. 93-96)

Merkmals-ausprägung	Schema	K	D_4	K	D_3
A		15	p_o=100% **100%** p_u=77%	8	p_o=86% **62%** p_u=31%
B		0	p_o=22% **0%** p_u=0%	5	p_o=69% **38%** p_u=13%
		n=15		n=13	

Tab. 93: Merkmalskomplex: Paralophid an den unteren laktealen Prämolaren D_3 und D_4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Das Paralophid ist 1-ästig ausgebildet.

B Das Paralophid ist 2-ästig ausgebildet mit einer Paralophidgrube.

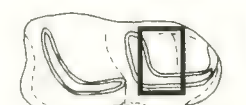


Merkmals-ausprägung	Schema	K	D_4	K	D_3
A		3	p_o=57% **25%** p_u=6%	1	p_o=37% **8%** p_u=0%
B		9	p_o=94% **75%** p_u=43%	12	p_o=100% **92%** p_u=62%
		n=12		n=13	

Tab. 94: Merkmalskomplex: Protoconidfalte an den unteren laktealen Prämolaren D_3 und D_4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

A Eine Protoconidfalte ist nicht ausgebildet.

B Eine Protoconidfalte ist ausgebildet.





Tafel 6

Plesiaceratherium fahlbuschi (Heissig, 1972)

Darstellung 1:1, Abb. 5-20 und 25 okklusale Ansicht, Externseite zeigt nach oben bei Abb. 5-20 und 25.

Fig. 1: P_1 sin, BSP 1959 II 3377, linguale Ansicht.

Fig. 2: P_1 dex, BSP 1959 II 3375, labiale Ansicht.

Fig. 3: P_1 dex, BSP 1959 II 3373, linguale Ansicht, gespaltene Wurzel (!).

Fig. 4: P_1 dex, BSP 1959 II 3372, inguale Ansicht.

Fig. 5: D_4 dex, BSP 1959 II 4370.

Fig. 6: D_4 dex, BSP 1959 II 3158.

Fig. 7: D_4 dex, BSP 1959 II 3160.

Fig. 8: D_4 dex, BSP 1959 II 3159.

Fig. 9: D_3 sin, BSP 1959 II 4365.

Fig. 10: D_3 sin, BSP 1959 II 3126.

Fig. 11: D_3 sin, BSP 1959 II 3132.

Fig. 12: D_3 sin, BSP 1959 II 3131.

Fig. 13: D_3 dex, BSP 1959 II 3142.

Fig. 14: D_3 dex, BSP 1959 II 3151.

Fig. 15: D_3 dex, BSP 1959 II 3147.

Fig. 16: D_2 sin, BSP 1959 II 3119.

Fig. 17: D_2 sin, BSP 1959 II 3113.

Fig. 18: D_2 dex, BSP 1959 II 3120.

Fig. 19: D_2 dex, BSP 1959 II 4369.

Fig. 20: D_2 dex, BSP 1959 II 3122.

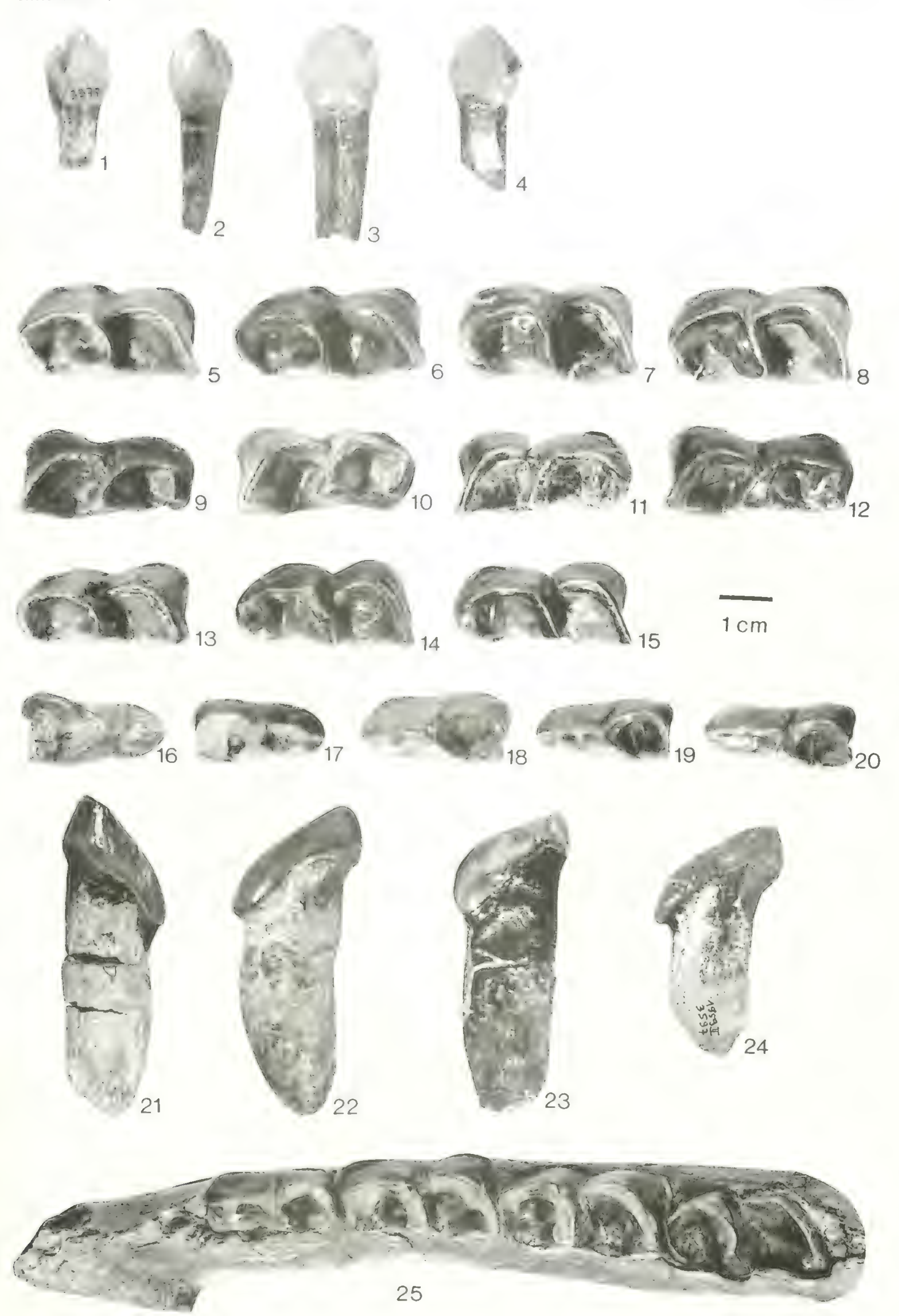
Fig. 21: I^1 sin, Männchen ?, BSP 1959 II 3600, linguale Ansicht.

Fig. 22: I^1 sin, Männchen ?, BSP 1959 II 402, labiale Ansicht.

Fig. 23: I^1 dex, Männchen ?, BSP 1959 II 4948, linguale Ansicht.

Fig. 24: I^1 sin, Weibchen ?, BSP 1959 II 3597, labiale Ansicht.

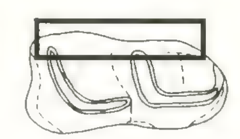
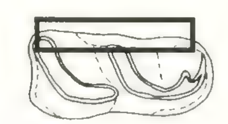
Fig. 25: juveniler Unterkiefer mit D_2-D_4, M_1 im Durchbruch, BSP 1959 II 4415.



PETER, K.: Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

Merkmals-ausprägung	Schema	K	D_4	K	D_3
A		13	p_o=98% **87%** p_u=58%	12	p_o=92% **75%** p_u=47%
B		1	p_o=31% **6,5%** p_u=0%	1	p_o=31% **6%** p_u=0%
C		1	p_o=31% **6,5%** p_u=0%	3	p_o=45% **19%** p_u=4%
		n=15		n=16	

Tab. 95: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den unteren laktealen Prämolaren D_3 und D_4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

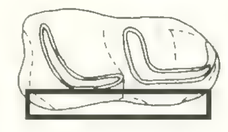
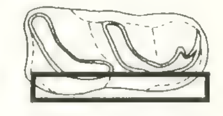
A Das linguale Cingulum fehlt.

B Das linguale Cingulum ist nur am Ausgang der Trigonidgrube als schwacher Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

C Das linguale Cingulum ist am Ausgang von Talonid- und Trigonidgrube als schwacher Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

Merkmals-ausprägung	Schema	K	D_4	K	D_3
A		0	p_o=22% **0%** p_u=0%	7	p_o=82% **54%** p_u=23%
B		4	p_o=53% **27%** p_u=7%	0	p_o=26% **0%** p_u=0%
C		0	p_o=22% **0%** p_u=0%	1	p_o=26% **8%** p_u=0%
D		4	p_o=53% **27%** p_u=7%	5	p_o=69% **38%** p_u=13%
E		5	p_o=61% **33%** p_u=13%	0	p_o=26% **0%** p_u=0%
F		2	p_o=39% **13%** p_u=2%	0	p_o=26% **0%** p_u=0%
		n=15		n=13	

Tab. 96: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren laktealen Prämolaren D_3 und D_4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

A Das labiale Cingulum fehlt.

B Das labiale Cingulum ist als Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Talonids.

C Das labiale Cingulum ist als Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Trigonids.

D Das labiale Cingulum ist als Saum nur im anterioren Bereich des Trigonids und im posterioren Bereich des Talonids etwas oberhalb der Schmelzbasis vorhanden, dazwischen fehlt es.

E Das labiale Cingulum ist als Riegel in der Außenfurche zwischen Trigonid und Talonid und als Saum im anterioren Bereich des Trigonids und posterioren Bereich des Talonids etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, dazwischen fehlt es.

F Das labiale Cingulum ist als durchgehender Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis vorhanden

Morphologische Merkmale und Variabilität am D_2

Der vorderste untere Milchzahn (Taf. 6, Fig. 16-20) ist lang, verschmälert sich nach vorn und ist sehr viel größer als der D_2 von *Prosantorhinus germanicus*. Der D_2 ist an der anterioren Seite reduziert, d. h. das Paralophid fehlt, dafür ist der Metalophid-Außenschenkel sehr lang und liegt parallel zur Längserstreckung des Kiefers. Der kurze Metalophid-Innenschenkel ist meist weit nach hinten gerichtet, so daß die Talonidgrube fast geschlossen wird. Sie ist eng mit steil abfallenden Wänden und nur einer ganz kurzen Rinne an der Basis.

Die Trigonidgrube ist als solche nicht mehr ausgebildet; es handelt sich eher um eine flache, aber deutlich eingesenkte Rinne im vorderen Zahnteil. Im Bereich des Trigonids ist an der Außenseite zwischen Paraconid und Protoconid bei fast allen Zähnen eine mehr oder weniger deutliche, flache und weite Rinne eingesenkt, die bis zum labialen Cingulum verläuft. An der Externseite tritt gelegentlich am Protoconid von der Kaufläche bis zum Außencingulum eine deutliche Längsfalte oder Verdickung auf, die sich nach basal verbreitert und etwas oberhalb der Basis endet. Die kurzen Hypolophid-Innen und -Außenschenkel sind im spitzen Winkel geknickt, das Entoconid nach antero-lingual gebogen; insgesamt ist das Trigonid immer länger als das Talonid.

Ein anteriores Cingulum ist stets als kurze Leiste etwas oberhalb der Basis entwickelt und geht meist in das labiale Cingulum über; eine Druckusur ist an der Vorderseite nie erkennbar, da der P_1 etwas tiefer als die übrigen Zähne sitzt und auch bald nach dem Zahnwechsel ausfällt. Auch das posteriore Cingulum ist immer als deutliche, halbmondförmige Leiste oberhalb der Basis ausgebildet, jedoch meist markant durch die Druckusur des nachfolgenden D_3 abgenutzt. An der Außenseite ist das Cingulum meist in Form von zwei Leisten im antero- und postero-labialen Bereich entwickelt. Am D_2 ist die deutlichste senkrechte Riefung von allen Milchzähnen – besonders an der Außenseite im Bereich des Cingulums – erkennbar. Eine Entoconidrinne fehlt wie bei den übrigen Zähnen.

Variabilität der unteren laktealen Prämolaren (D_2 bis D_4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Tab. 97-98, Abb. 80-82)

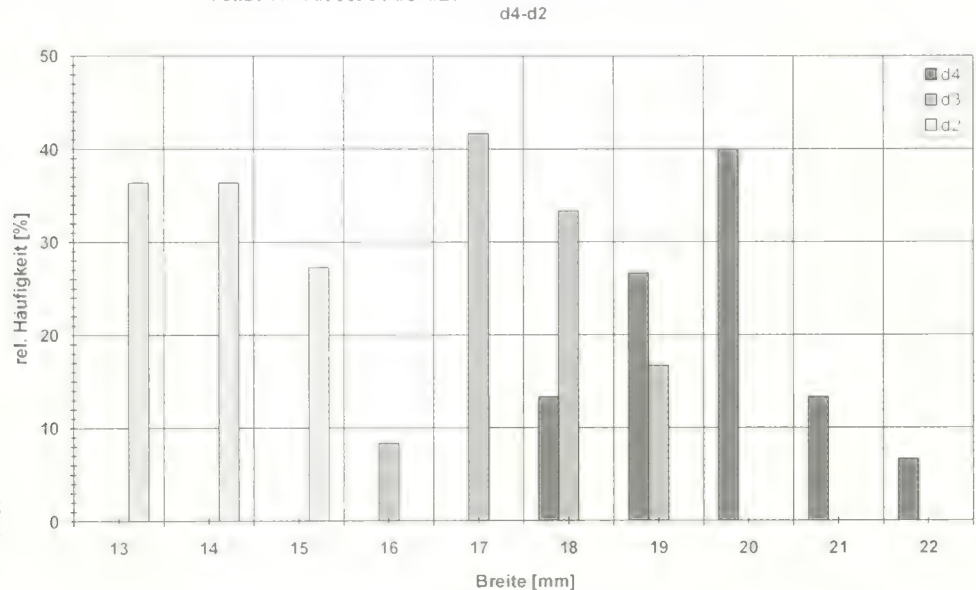


Abb. 80: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren laktealen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

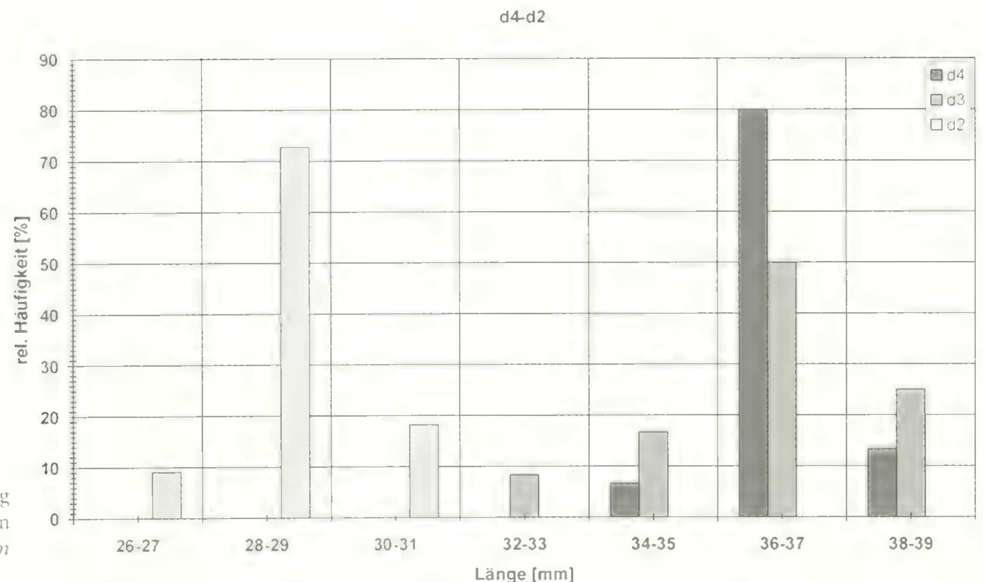


Abb. 81: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren laktealen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	s [mm]	V [%]	$s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D_2	11	26,0	30,0	4,0	27,4	4,8	17,7	1,46	5,3
D_3	12	32,0	37,0	5,0	35,1	6,5	18,7	1,89	5,4
D_4	16	33,0	37,5	4,5	35,4	4,8	13,6	1,21	3,4

Tab. 97: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren laktealen Prämolaren (D_2-D_4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	s [mm]	V [%]	$s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D_2	12	13,0	15,0	2,0	13,9	0,9	6,3	0,25	1,8
D_3	12	16,0	19,0	3,0	17,6	1,8	10,1	0,51	2,9
D_4	16	18,0	22,0	4,0	19,7	1,4	7,0	0,34	1,7

Tab. 98: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren laktealen Prämolaren (D_2-D_4) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

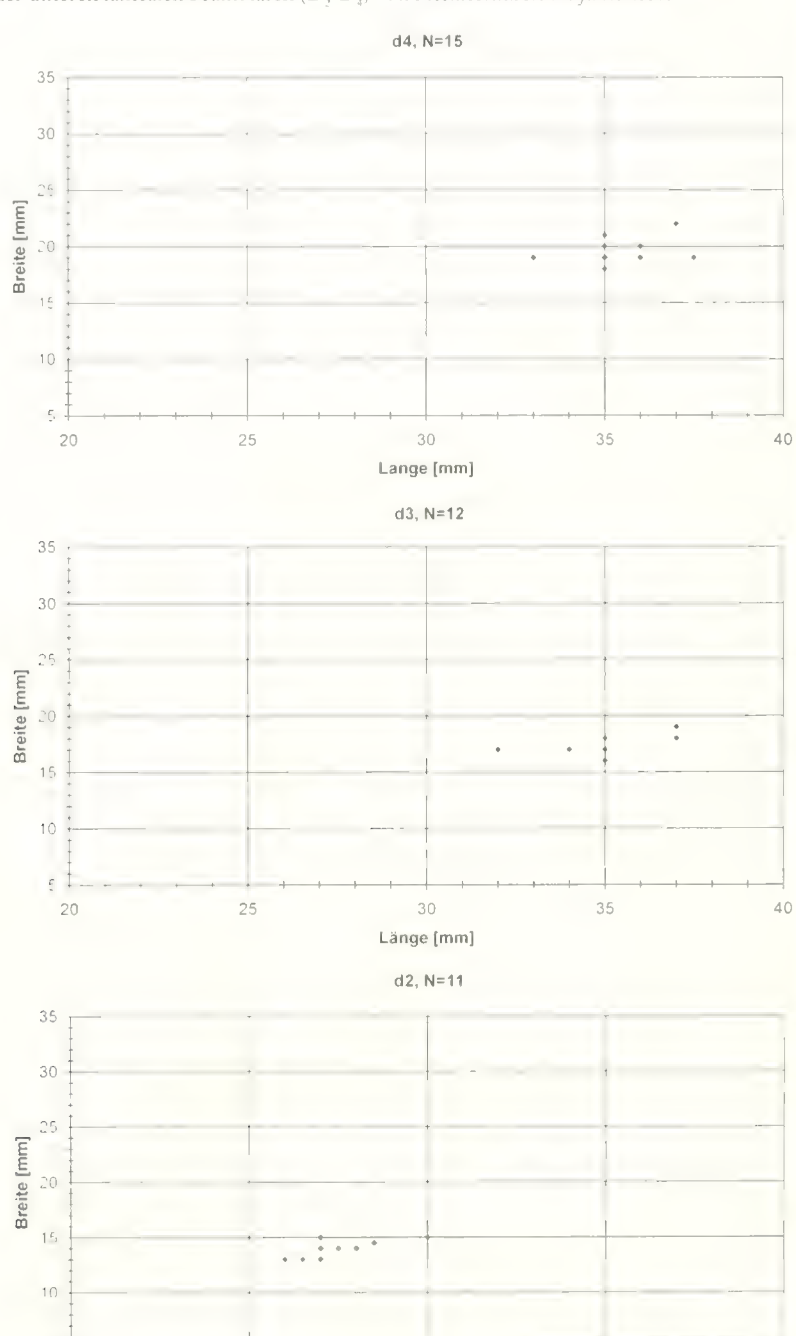


Abb. 80: Streudiagramme zur Breite und Länge der unteren laktealen Prämolaren D_2-D_4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi*. D_3 und D_4 lassen sich nur in den Breitenwerten unterscheiden; die Längenwerte streuen zwar stärker, sind aber fast identisch; die Werte von D_2 sind hingegen deutlich von den übrigen Prämolaren getrennt.

3.2.11 Untere Incisiven

Morphologische Beschreibung der männlichen I_2

Die unteren männlichen Schneidezähne I_2 (Taf. 7, Fig. 1-2) von *Plesiaceratherium fahlbuschi* sind immer lang, mittelstark und lanzettförmig, wobei die Krone ca. $^1/_3$ des ganzen Zahnes einnimmt. Die breiteste Stelle befindet sich direkt an der in mesial-distaler Erstreckung aber nur leicht flügelartig ausgezogenen Schmelzbasis; apikal und terminal sind Krone und Wurzel zugespitzt. Die Krümmung ist sehr schwach von apikal nach terminal und verläuft nur in einer Ebene; der Zahn ist ungefähr in einem Winkel von 45° im Unterkiefer eingepflanzt und somit recht steil aufgerichtet.

Der Querschnitt durch die Kronenspitze ist dreieckig (mit scharfem Distolabialwinkel) und stark abgeflacht, durch die Kronenbasis tropfenförmig und im Wurzelbereich rundlich (Abb. 45B). Die labiale Kronenunterseite ist konvex, die linguale Oberseite je nach Abkauungsgrad leicht konvex, abgeplattet oder etwas konkav. Basal ist eine schwache Distalschneide entwickelt.

Auf der labialen Unter- sowie der distalen Außenseite ist eine deutliche Schmelzschicht erkennbar, die lingual fehlt. Die meist mäßig stark abgekauten Zähne zeigen nur eine Abkauungsfläche mit zarter Striation, die durch den schwachen I^1 herausgearbeitet wird; lediglich die apikale Zahnspitze ist glatt poliert, wahrscheinlich hervorgerufen durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme. Der Zahn ist unterhalb der Krone nicht abgeschnürt, verjüngt sich aber im Wurzelbereich nach terminal. Die Wurzelquerschnitt ist lingual und labial konvex ausgelängt, d. h. insgesamt elliptisch. Ein Cingulum ist nirgendwo vorhanden; frische Zähne sind nicht bekannt.

Morphologische Beschreibung der weiblichen I_2

Bei den unteren Schneidezähnen von *Plesiaceratherium fahlbuschi* ist ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus ausgebildet. Die unteren I_2 der Weibchen (Abb. 46B; Taf. 7, Fig. 3-4) sind ebenfalls länglich geformt, aber sehr viel schmaler und kürzer. Sie sind nicht nach oben, aber etwas nach außen gekrümmt. Die Krone ist im Verhältnis zu den I_2 der Männchen kürzer, hat aber auch einen flach-dreieckigen Querschnitt. Die Kronenbasis zeigt einen tropfenförmigen, die Wurzel einen rundlichen Querschnitt.

Die labiale Zahnunterseite ist stärker konvex als die linguale Zahnoberseite. Labial, distal und lingual ist im Kronenbereich eine deutliche Schmelzschicht ausgebildet. Die distolabiale Kante ist stark abgerundet; disto-lingual bildet sich ein deutlicher Längsgrat von der Basis bis – je nach Abkauung – zur Kronespitze heraus. Basal spaltet sich dieser Grat nach disto-labial und disto-lingual in einen kurzen, aber deutlichen Cingulum-Riegel auf; mesio-lingual ist ebenfalls ein kurzer Cingulum-Riegel an der Basis erkennbar.

Die Zähne sind meist stark abgekaut und zeigen drei Abkauungsflächen: a) eine leicht konkave Fläche mesio-lingual mit schwacher bis fehlender Striation, b) eine leicht konkave Fläche disto-lingual mit schwacher bis fehlender Striation, c) eine leicht konvexe, apikale Fläche, die glatt poliert ist, keinerlei Striation zeigt und vermutlich durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme entstand. Die Abkauungsflächen a) und b) zeigen nur schwache oder gar keine Striation, da der obere weibliche Schneidezahn länglich und schmal ausgebildet ist und nur ein schwacher Kontakt zwischen beiden Zähnen besteht.

Die mesiale Schneide ist an der Schmelzbasis nur geringfügig flügelartig ausgezogen und unterhalb davon ist der Zahnhals etwas abgeschnürt. Die Wurzel ist lang und schlank und endet terminal abgerundet; sie ist labial etwas stärker konvex als lingual und hat insgesamt einen rundlich-abgeplatteten Querschnitt.

Beschreibung und Diskussion der isolierten dI_2

Bei der Grabung 1997 konnte auch ein juveniler Unterkiefer von *Plesiaceratherium fahlbuschi* geborgen werden, der einen dI_2 in situ aufweist:

BSP 1959 II 9039 (Taf. 10, Fig. 7) laktealer Unterkiefer mit dI_2, P_1 (im Durchbruch), D_{2-4} sin: Die Krone des dI_2 ist länglich und schmal, labial stärker konvex als lingual. Es ist nur eine ganz schwache Längskante erkennbar, die von mesial nach distal über die gesamte Krone läuft. Der dI_2 ist nicht abgekaut und labial wie lingual von einer Schmelzschicht bedeckt. Die drei folgenden isolierten Zähne ähneln morphologisch sehr stark den in Kap. 3.1.11 beschriebenen dI_2, sind aber deutlich größer. Durch den Fund des laktealen Unterkiefers von *P. fahlbuschi* konnten die folgenden Zähne als dI_2 dieser Art bestimmt werden:

BSP 1959 II 3110 (Taf. 7, Fig. 8): Es handelt sich um einen unabgekauten rechten Zahn, die Wurzel ist nur schwach in labio-lingualer Richtung abgeplattet und ca. 1 cm unterhalb der Krone abgebrochen. Die Krone ist sehr kurz, labio-lingual abgeflacht, labial etwas stärker konvex als lingual. Mesial ist der Zahnhals unterhalb der Krone etwas abgeschnürt. Eine Schmelzschicht ist labial deutlich, lingual schwach erkennbar bzw. abgesplittert. Vermutlich zog sich in distal-mesialer Richtung eine Längskante über die gesamte Krone.

BSP 1959 II	größter Durchmesser [mm]	kleinster Durchmesser [mm]	Umfang [mm]
3606	25	18	69
3619	30	21.5	82

Tab. 99: Maßangaben zu den unteren männlichen I_2 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

BSP 1959 II	größter Durchmesser [mm]	kleinster Durchmesser [mm]	Umfang [mm]
3595	16	12	45
3588	16	12	47
3589	18	14	55
3591	18	13	48
3590	15	13	43
3582	15	12	42

Tab. 100: Maßangaben zu den unteren weiblichen I_2 von *Plesiaceratherium fahlbuschi.*

BSP 1959 II 3109 (Taf. 7, Fig. 6): Dieser Zahn ähnelt in Form und Größe sehr stark dem oben beschriebenen (BSP 1959 II 3110). Die Wurzel ist schmal, labio-lingual abgeplattet, etwa 2 cm unterhalb der Krone abgebrochen und verbreitert sich leicht nach terminal. Es ist ebenfalls ein rechter, unabgekauter Zahn mit einer kurzen, labio-lingual abgeflachten Krone, die labial etwas stärker konvex ist als lingual. Über die gesamte Krone läuft in mesial-distaler Richtung eine Längskante, die etwas nach lingual verschoben ist. Labial ist die Krone mit einer dicken, lingual mit einer dünnen Schmelzschicht versehen.

BSP 1959 II 5374 (Taf. 7, Fig. 13): Von diesem linken Zahn ist nur die Krone vorhanden, die insgesamt etwas kleiner, spitzer, schmaler und höher ist als die der vorher beschriebenen Zähne. Die labiale Seite ist etwas stärker konvex als die linguale; eine Längskante läuft von mesial nach distal über die gesamte Krone. Die Krone zeigt labial und lingual eine Schmelzbedeckung und ist nicht abgekaut.

Die dI_2 Nr. 3110 und 3109 sind beide gleich groß, aber beide auch etwas größer als der dI_2 in situ des laktealen Unterkiefers und als der isolierte dI_2 Nr. 5374; letzterer entspricht nicht nur morphologisch (ebenso wie die dI_2 Nr. 3109 und 3110), sondern auch metrisch genau dem dI_2 in situ des laktealen Unterkiefers. Ob es sich bei den geringen, aber deutlich sichtbaren Größenunterschieden dieser vier dI_2 um die natürliche Variabilität handelt, kann anhand der wenigen vorliegenden Stücke nicht beurteilt werden, wird aber vermutet.

Ob *Plesiaceratherium fahlbuschi* I_1 oder dI_1 besitzt, ist bisher nicht belegt. HEISSIG (1972: 61), der den Paratypus von dieser Gattung beschreibt (Symphysenbruchstück mit den I_2, Nr. BSP 1959 II 403), bemerkt, daß die I_2 nahe beieinanderstehen und keinen Raum für die I_1 lassen, von denen keine Spur vorhanden ist. Dieses Symphysenbruchstück ist das einzige, das von *Plesiaceratherium fahlbuschi* vorliegt.

3.2.12 *Plesiaceratherium fahlbuschi* an weiteren Fundstellen

Obere Süßwasser-Molasse (OSM)

Plesiaceratherium fahlbuschi ist außer in Sandelzhausen auch an weiteren Fundstellen der OSM vertreten: im westlichen Teil der älteren Serie (z. B. Häder, Schießen bei Weißenhorn), im nordöstlichen Teil der älteren Serie zwischen Landshut und Regensburg (z. B. Voggersberg und Schierling) und Wörth a. d. Isar; im westlichen Teil der mittleren Serie (z. B. Thannhausen), südöstlich von Augsburg (z. B. Stätzling und Friedberg), nördlich von Augsburg (z. B. Derching und Pfaffenzell), sowie Griesbeckerzell (zwischen Aichach und Friedberg) und Rinnenthal. All diese Fundstellen sind fluviatil gebildet, wobei Einzelfunde sowie Lokalitäten mit reicher Fauna auftreten.

Folgende, als *Plesiaceratherium fahlbuschi* bestimmte Einzelstücke aus der OSM befinden sich in München (BSP):

BSP 1985 XIV 109: P^4 dex, Rinnenthal
BSP 1985 XIV 110: M^3 dex, Rinnenthal
BSP 1985 XIV 111: P_4 - M_1 dex, Rinnenthal
BSP 1985 XIV 68: D^4 sin, Derching
BSP 1985 XIV 69: P_3 dex, Derching
BSP 1990 XXII 5: I_2 dex (Weibchen), Derching
BSP 1985 XIV 36: P_3 sin, Pfaffenzell bei Derching
BSP 1985 XIV 35: P^4 sin, Pfaffenzell bei Derching
BSP 1973 VII 119: 2 linke Unterkiefer-Stücke mit P , M_{2-3}, Friedberg bei Augsburg
BSP 1979 I 159: Unterkiefer-Abguß mit P_3 - M_3 dex, Thannhausen
BSP 1973 VII 123: P^3 sin, Stätzling bei Augsburg
BSP 1973 VII 120: M_3 sin, Stätzling bei Augsburg

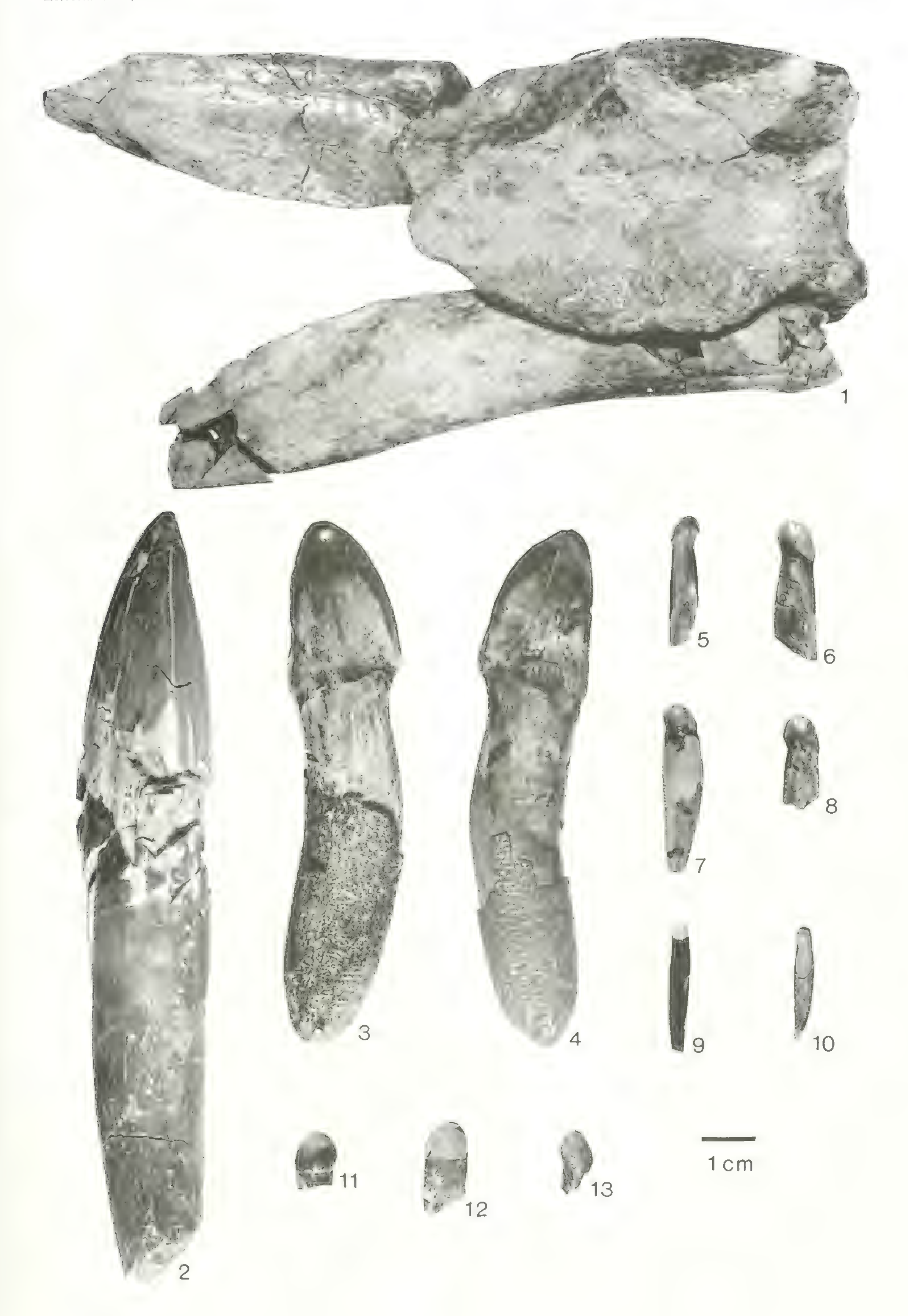
Da der Autorin nur diese wenigen Stücke aus der OSM vorliegen, können Aussagen bezüglich der Nashorn-Populationen der genannten Fundstellen nicht getroffen werden. Die oben aufgeführten Zähne zeigen die für *Plesiaceratherium fahlbuschi* typischen morphologischen Merkmale wie sie auch

---

Tafel 7

Darstellung 1:1

Fig. 1: Symphysenbruchstück mit I_2 sin und dex, *Plesiaceratherium fahlbuschi*, Männchen, BSP 1959 II 403, linguale Ansicht.
Fig. 2: I_2 dex, *Plesiaceratherium fahlbuschi*, Männchen, BSP 1959 II 3619, postero-linguale Ansicht.
Fig. 3: I_2 sin, *Plesiaceratherium fahlbuschi*, Weibchen, BSP 1959 II 4939, linguale Ansicht.
Fig. 4: I_2 dex, *Plesiaceratherium fahlbuschi*, Weibchen, BSP 1959 II 4935, linguale Ansicht.
Fig. 5: dI_2 sin, *Prosantorhinus germanicus*, BSP 1959 II 5373, linguale Ansicht.
Fig. 6: dI_2 dex, *Plesiaceratherium fahlbuschi*, BSP 1959 II 3109, linguale Ansicht.
Fig. 7: I_1 sin, *Lartetotherium sansaniense*, BSP 1959 II 414, Ansicht ?
Fig. 8: dI_2 dex, *Plesiaceratherium fahlbuschi*, BSP 1959 II 3110, linguale Ansicht.
Fig. 9: I_1? dex, sin ?, *Prosantorhinus germanicus*, BSP 1959 II 5378, Ansicht ?
Fig. 10: I_1 sin, dex ?, *Prosantorhinus germanicus*, BSP 1959 II 5377, Ansicht ?
Fig. 11: I_1 sin, dex ?, *Lartetotherium sansaniense* ?, BSP 1959 II 5376, Ansicht ?
Fig. 12: dI_1 sin, dex ?, *Lartetotherium sansaniense* ?, BSP 1959 II 5375, Ansicht ?
Fig. 13: dI_2 sin, *Plesiaceratherium fahlbuschi*, BSP 1959 II 5374, labiale Ansicht.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
1 cm

aus Sandelzhausen bekannt sind. Metrische Merkmale der Zähne aus der OSM (Streudiagramme Abb. 83-86): Der P^3 aus Stätzling liegt im Wertebereich von *Plesiaceratherium fahlbuschi* aus Sandelzhausen. Die Werte von M_3, M_2, P_4 und P_3 aus Friedberg sind deutlich größer als die Sandelzhausener Werte und liegen in der Nähe der Werte von *Hoploaceratherium tetradactylum*. Die Werte von M_3, M_2, M_1, P_4, P_3 aus Thannhausen, die M_1 und P_4-Werte aus Rinnenthal und der P_3-Wert aus Derching liegen im Wertebereich der Sandelzhausener Zähne.

Die Autorin ist der Meinung, daß es sich bei den Zähnen der aufgeführten Fundstellen aus der OSM – außer Friedberg – aufgrund sehr ähnlicher morphologischer und metrischer Merkmale um *Plesiaceratherium fahlbuschi* handelt. Es liegt jedoch zu wenig Vergleichsmaterial vor, d. h. die Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen der Vergleichsfundstellen (Abb. 83-86) sind deshalb nicht sehr aussagekräftig, da pro Zahnposition immer nur die Werte eines Zahnes aufgeführt werden konnten. Die Diagramme geben jedoch einen ersten Eindruck, in welchem Rahmen die Zahnwerte der verschiedenen Fundorte eingeordnet sind. Da sich die metrischen Werte aus Friedberg deutlich von denen aus Sandelzhausen abheben, stellt sich die Frage, ob es sich bei diesen Zähnen wirklich um *Plesiaceratherium fahlbuschi* oder eventuell um *Hoploaceratherium tetradactylum* handelt. Mangels Vergleichsmaterial kann die Autorin diese Frage momentan nicht beantworten. Die Autorin führt die Friedberger Werte unter *Plesiaceratherium fahlbuschi* auf, da die morphologischen Merkmale denen aus Sandelzhausen ähneln.

Langenau bei Ulm (Baden-Württemberg)

HEIZMANN, GINSBURG & BULOT (1980) erwähnen in der Faunenliste der Fundstelle Langenau 1 (MN 4b, Süßbrackwassermolasse) das hochbeinige und hornlose Nashorn *Aceratherium* sp. In der Sonderausstellung „Miozäne Großsäugetiere" wurden 1996 in Stuttgart (SMNS) Stücke des hornlosen Nashorns aus Langenau gezeigt und als *Plesiaceratherium* sp. bezeichnet. Da das reichhaltige und gut erhaltene Material aus Langenau bisher weder beschrieben noch veröffentlicht wurde und aus Zeitgründen nicht mit in diese Arbeit einbezogen werden kann, werden erst künftige Untersuchungen ergeben, ob auch in Langenau die Art *fahlbuschi* auftritt, was jedoch vermutet wird. Zur Geologie der Fundstelle siehe Kap. 3.1.12.

3.2.13 Die Vergleichsarten von *Plesiaceratherium fahlbuschi*

Plesiaceratherium gracile YOUNG, 1937

Historischer Überblick: YOUNG (1937) stellt anhand von Knochen- und Zahnmaterial aus Sandsteinschichten des Diatomit-Bruchs der miozänen Säugetierfundstelle Shanwang bei Linqü, Provinz Shantung (VR China) die neue Gattung *Plesiaceratherium* mit der Typusart *gracile* auf. YOUNG beschreibt das sehr fragmentäre Material und bildet Zeichnungen von Einzelzähnen ab [YOUNG 1937: 215, 216, 218, Abb. 4 (1-6), 5, 6 (1-5)].

Die Entdeckung eines seitlich verdrückten, aber kompletten Skelettes in dem Diatomit-Bruch von Shanwang war für DEFA & HEISSIG (1986) ein Grund für die Wiederaufnahme der Erforschung dieser Gattung. Die Überarbeitungen am Typus-Material von *Plesiaceratherium gracile* durch DEFA & HEISSIG (1986) in Peking enthüllten, daß zwei Gattungen enthalten sind: *Plesiaceratherium* und *Brachypotherium*. Das Material von *Plesiaceratherium gracile* besteht aus einigen kompletten Skeletten im Museum von Linqü und Jinan. Im Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (IVPP) in Peking werden einige fragmentäre Schädel und Einzelknochen aufbewahrt.

MN-Zonierung nach MEIN	Deutschland	Frankreich	Spanien	Portugal	Asien
MN 6	Georgens-gmund ♦	Sansan ♦			
MN 5	Sandelz-hausen *	Pontlevoy ♣ ? Beaugency ♣ od. *			
MN 4b	Langenau **od * ?	Montréal ▽ Bézian à la Romieu ♣ od * Baigneaux ♣	Can Julia (Gelida) ▽ Quinta da Narigao ■	Quinta das Pedreiras ♣ Lissabon ■	Shanwang bei Linqü (China) MN 4-5 ? •
MN 4a		Artenay ■ ?			

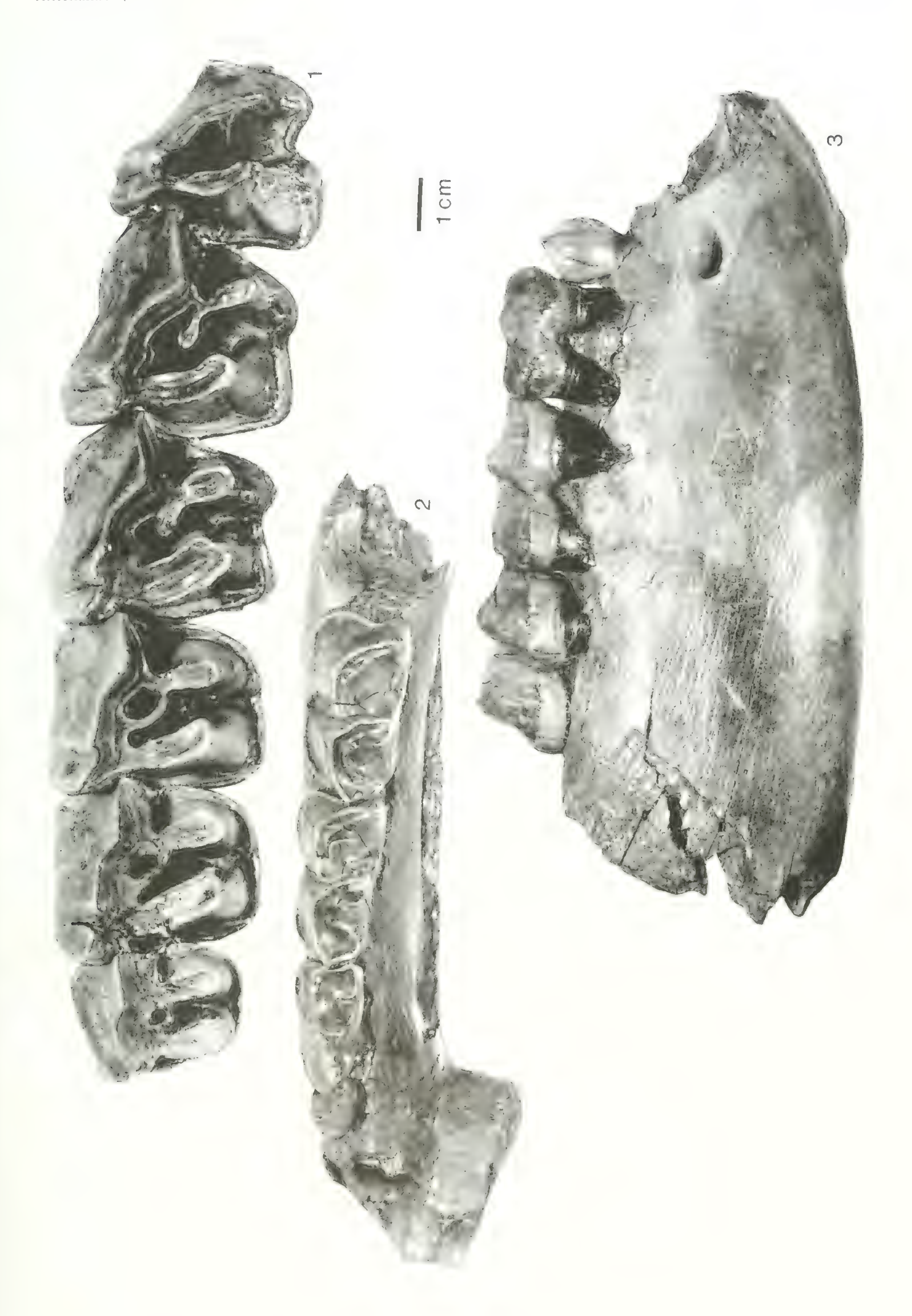
* *Plesiaceratherium fahlbuschi*
** *Plesiaceratherium* sp.
■ *Plesiaceratherium platyodon*
▽ *Plesiaceratherium mirallesi*
• *Plesiaceratherium gracile*
♣ *Plesiaceratherium lumiarense*
♦ *Hoploaceratherium tetradactylum*

Tab. 101: Stratigraphische Tabelle zu den Fundorten der Gattung *Plesiaceratherium*.

Tafel 8

Plesiaceratherium fahlbuschi (HEISSIG, 1972)
Darstellung 1:1

Fig. 1 Oberkiefer-Zahnreihe mit P^2 – M^3 sin, BSP 1959 II 3507, okklusale Ansicht.
Fig. 2: juveniles Unterkiefer-Bruchstück mit P_1, D_2 – D_4 dex, 1985 XIV 140, okklusale Ansicht.
Fig. 3: dasselbe Stück wie Abb. 2, labiale Ansicht.



PETER, K.: Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

Diskussion: Nach der Diagnose von YOUNG (1937) handelt es sich um ein *Aceratherium*-artiges, schlankes, mittelgroßes Rhinoceros mit großen unteren Incisiven und einfach gebauten Prämolaren. Das gefundene Tier ähnelt nach Meinung von YOUNG einem *Aceratherium* wegen des Vorhandenseins von Schneidezähnen, unterscheidet sich aber auch von dieser Gattung durch die Einfachheit der Prämolaren und den nicht gefurchten Protoconus der oberen Molaren.

Da sich das gesamte Material von *Plesiaceratherium gracile* in China befindet, konnte die Autorin die Art nur anhand von Literaturbeschreibungen aufführen. Das von YOUNG abgebildete Zahnmaterial aus Shanwang ist sehr fragmentär erhalten und stark abgekaut; Feinheiten im morphologischen Zahnbau können deshalb nur anhand der Abbildungen nicht erkannt werden. In seiner Zahnformel für die neue Gattung *Plesiaceratherium* gibt YOUNG (1937) nur drei Prämolaren im Unterkiefer an; die Gattung besitzt jedoch vier Prämolaren im Unterkiefer, wobei der P_1 jedoch kurz nach den Milchzähnen erscheint und auch früh wieder ausfällt, wonach die Alveole wieder zuwächst. Von den Aceratheriinae ist *Plesiaceratherium gracile* die einzige gut bekannte Form in China, die mit keiner anderen in China bisher verglichen werden kann.

DEFA & HEISSIG (1986) stellten in ihrer Revision des Typusmaterials von *Plesiaceratherium gracile* fest, daß neben *Plesiaceratherium* noch eine weitere Gattung – *Brachypotherium* – enthalten ist. Bei den von YOUNG [1937: 215, Abb. 4(1)] abgebildeten Zähnen handelt es sich nach DEFA & HEISSIG (1986) um die Gattung *Brachypotherium*. Dieser Meinung schließt sich auch die Autorin an, da sich die in Abb. 4(1) gezeigten Prämolaren deutlich in der Größe von den übrigen abgebildeten Zähnen unterscheiden. Die metrischen und morphologischen Merkmale (z. B. Vorhandensein eines Innencingulums und einer Brücke an den oberen Prämolaren) der in Abb. 4 (2-6) gezeigten Zähne passen zu denen von *Plesiaceratherium*.

Abb. 83: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei M^2 und M^1 von *Plesiaceratherium* und Vergleichsarten verschiedener Fundstellen.

Plesiaceratherium zeigt nach Meinung von DEFA & HEISSIG eine nahe Verwandtschaft mit einigen europäischen Formen, die bisher *Dromoceratherium* zugeschrieben wurden. Obwohl die von YOUNG abgebildeten Zeichnungen (s. o.) laut DEFA & HEISSIG von guter Qualität waren, blieb die Verwandtschaft der Art zu anderen primitiven Aceratherini im Dunkeln. Der Grund ist die Gleichförmigkeit von Zahnmustern, nicht nur in diesem Tribus, sondern in der ganzen Familie Rhinocerotidae. Nach DEFA & HEISSIG (1986) zeigt der Schädel eines kompletten Skelettes von *Plesiaceratherium gracile* aus Shanwang eine klare Verwandtschaft zu *Plesiaceratherium fahlbuschi* aus Sandelzhausen von ungefähr demselben Alter. Inwieweit sich die Arten *fahlbuschi* und *gracile* im Schädelbau und im postcranialen Skelett ähneln oder unterscheiden, kann die Autorin nicht beurteilen, da in dieser Arbeit nur Zahnmaterial untersucht wurde.

Nach DEFA & HEISSIG (1986) wird die Schwäche der oberen Incisiven als unvollständige Reduktion durch Einschränkung der Scherfunktion gedeutet. Da in YOUNG (1937) obere Incisiven weder beschrieben noch abgebildet werden, kann die Autorin bezüglich der oberen Incisiven der beiden Arten keine Vergleiche anführen. Die unteren I_2 werden von DEFA & HEISSIG (1986) als abgeflachte Zähne beschrieben, mit einer schwachen Krümmung, die mehr nach außen als nach oben gerichtet ist. Die Abstand der I_2 ist so gering, daß die kleinen, gut entwickelten I_1 auf die Unterseite (labial) plaziert wurden. Die Krümmung der I_2 von *fahlbuschi* ist ebenfalls schwach; da nur eine Symphyse von *fahlbuschi* mit eng stehenden I_2 vorhanden ist, nimmt die Autorin an, daß bei *fahlbuschi* die kleinen I_1 ebenfalls auf die Unterseite plaziert wurden. Nach DEFA & HEISSIG (1986) sind bei den unteren Prämolaren die sonst für Aceratherien typischen Außenriefen nur bei einigen Exemplaren zu sehen. Bei *Plesiaceratherium gracile* zeigt die etwas schwächere Biegung des Hypolophids fortschreitende Molarisation an; der P_2 ist vergleichsweise kurz und breit. Der P_2 von *fahlbuschi* ist länger und schmaler als der von *gracile*. Innerhalb der Gattung *Plesiaceratherium* sind die Arten *gracile* und *fahlbuschi* am besten repräsentiert und nach Meinung von DEFA & HEISSIG am engsten verwandt.

Anhand des von YOUNG abgebildeten schlecht erhaltenen Zahnmaterials von *gracile* läßt sich abschließend festhalten, daß die beiden Arten *fahlbuschi* und *gracile* zur selben Gattung gehören. Inwieweit Unterschiede oder Gemeinsamkeiten im Schädelbau und im postcranialen Skelett bestehen, kann die Autorin nicht beurteilen, da sich das Material in China befindet.

Plesiaceratherium mirallesi (CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS, 1955)

Historischer Überblick: Anhand von Zahn- und Knochenmaterial aus Can Julia (Gelida, Spanien) stellen CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS (1955) die neue Gattung *Dromoceratherium* mit der Typus-Art *mirallesi* auf. Sie beschreiben die katalanische Burdigal-Fauna des Vallés-Penedés und widmen sich besonders der neuen Nashorn-Gattung, die von der Größe dem europäischen *Aceratherium platyodon* entspricht, sich von diesem und weiteren bekannten Formen aber in einigen Merkmalen unterscheidet (z. B. der Ausbildung des I_2).

HEISSIG (1972) vergleicht die Arten *Aceratherium (Dromoceratherium) mirallesi* und *fahlbuschi* und bemerkt, daß von *mirallesi* weder Reste des Schädels noch der oberen Backenzähne bekannt sind. Im Rahmen ihrer Revision zur Gattung *Plesiaceratherium* gehen DEFA & HEISSIG (1986) auch auf die Art *mirallesi* ein, die sie jetzt zur Gattung *Plesiaceratherium* stellen; Vergleichsmaterial der Autoren stammt aus dem Museum von Sabadell bei Barcelona.

CERDEÑO & NIETO (1995) stellen die Arten *platyodon* und *mirallesi* zur Gattung *Protaceratherium* und meinen, daß es sich bei *Plesiaceratherium* um ein Synonym von *Protaceratherium* handelt.

ANTOINE & DURANTHON (1997) erwähnen im Rahmen ihrer Beschreibung der Gattung *Protaceratherium minutum* von der Fundstelle Montréal-du-Gers (Gers, Frankreich, MN 4) auch die dort vorkommende Art *Plesiaceratherium mirallesi*, die jedoch von dieser Lokalität noch nicht näher beschrieben wurde.

Diskussion: Bei dem von CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS (1955: 153, Abb. 33) als stark abgeflachter Canin bezeichneten Zahn handelt es sich um einen unteren I_2. Der P_2 von *mirallesi* ist viel schmaler und länger als bei der Art *gracile*. Nach Meinung der Autoren unterscheidet sich *Dromoceratherium mirallesi* von *Plesiaceratherium gracile* durch einen andersartigen Knochenbau. CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS (1955) sahen deshalb die Notwendigkeit, die neue Gattung *Dromoceratherium* mit der Typusart *mirallesi* aufzustellen, die als tapiroides *Aceratherium* mit sehr schlanken Extremitäten, vollständig molarisierten Prämolaren und einem stark abgeflachten I_2 beschrieben werden kann. Bezüglich des postcranialen Skelettes kann die Autorin keine Aussage treffen, da solches nicht untersucht wurde; sie stimmt mit CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS (1955) darin überein, daß die Prämolaren vollständig molarisiert sind. Der stark abgeflachte I_2 ist sehr viel größer als bei *gracile* und *fahlbuschi*.

Abgüsse der von CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS (1955) abgebildeten Stücke befinden sich in München (BSP):

BSP 1968 XIV 230, I^1 sin, Abguß vom Original in Sabadell (IPMC), Burdigal, Can Julia.
BSP 1968 XIV 228, P_2 dex, Abguß vom Original in Sabadell (IPMC), Burdigal, Can Julia.
BSP 1968 XIV 227, P_3-M_3 sin, Abguß vom Lectotyp in Sabadell (IPMC), Burdigal, Can Julia.
BSP 1968 XIV 229, I_2 sin, Abguß vom Original in Sabadell (IPMC), Burdigal, Can Julia.

Der I^1 aus Can Julia ist im Wurzelbereich kürzer als der von *Plesiaceratherium fahlbuschi*, endet terminal abgeplattet (*fahlbuschi* abgerundet), die Wurzel verläuft von terminal nach apikal gerade (bei *fahlbuschi* leicht gekrümmt) und die Krone ist in antero-posteriorer Ausdehnung länger als bei *fahlbuschi*. Ob es sich um einen männlichen oder weiblichen I^1 von *mirallesi* handelt, ist – mangels Vergleichsmaterial – unklar.

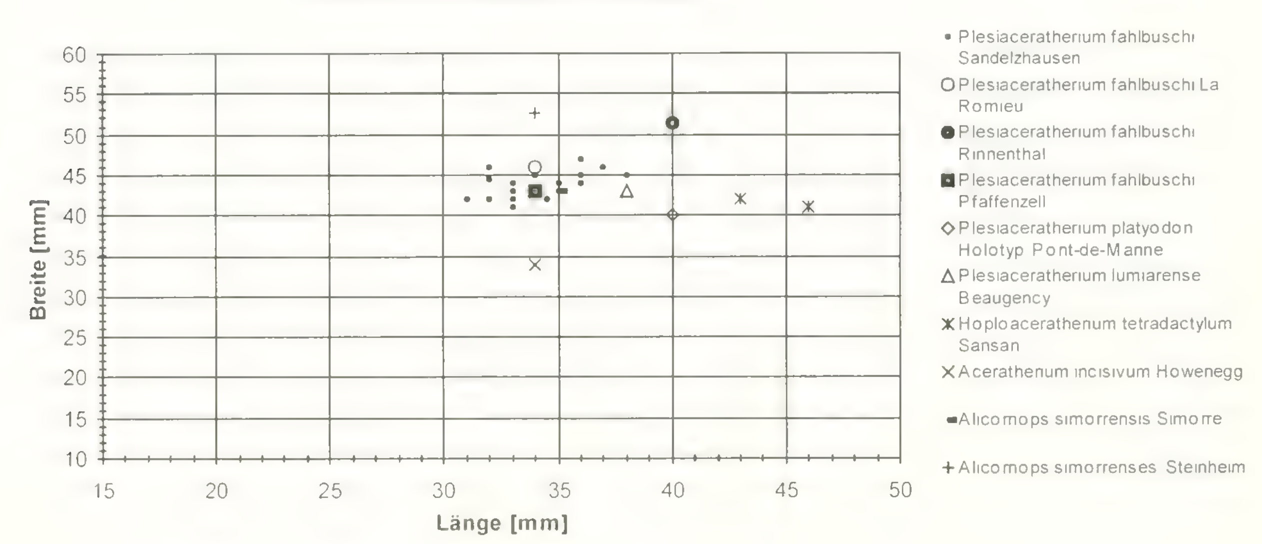
P_2 (BSP 1968 XIV 228) ist deutlich größer, vor allem länger als *fahlbuschi*. Das Außencingulum ist in Form von Längsriefen oberhalb der Basis entwickelt, das anteriore Cingulum als Saum weit oberhalb der Basis und läuft als Riegel bis zur Trigonidgrube weiter.

Holotyp (P_3 - M_3): die unteren Molaren und Prämolaren sind deutlich größer, vor allem länger als bei *fahlbuschi*. Ein linguales Cingulum ist an keinem Zahn erkennbar, das Außencingulum sehr variabel: mal tritt es nur im Bereich des Trigonids als deutlicher Saum weit oberhalb der Basis auf (P_3), mal nur in der Außenfurche als sehr starker Riegel weit oberhalb der Basis (P_4, M_1) oder als starker Riegel in der Außenfurche nur etwas oberhalb der Basis und als schwacher Saum antero-labial (M_2, M_3).

I_2 (BSP 1968 XIV 229): der Zahn unterscheidet sich enorm in der Größe von *fahlbuschi*. Die Wurzel nimmt ca. $^2/_3$, die Krone $^1/_3$ des Zahnes ein. Er ist nur nach außen, nicht nach oben gebogen, der Querschnitt der Wurzel ist unterhalb der Krone bis terminal gleichbleibend oval. Die Krone ist stark abgeflacht mit einem kleinen mesialen Cingulum etwas oberhalb der Schmelzbasis.

Nach HEISSIG (1972) zeigen *Aceratherium (Dromoceratherium) mirallesi* und *fahlbuschi* an den unteren Backenzähnen eine Übereinstimmung in der Abplattung der Außenwand der Prämolaren. Da dieses Merkmal seiner Meinung nach bei keiner anderen *Aceratherium*-Art auftritt, deutet es als Sonderbildung auf eine enge Verwandtschaft beider Formen hin. Die Unterschiede sind gering: die Art *fahlbuschi* ist kleiner, die Cingula sind stärker und die Zahngruben liegen etwas höher über der Kronenbasis. Die unteren I_2 bieten zwar keine besonderen Unterschiede, sie sind jedoch bei *mirallesi* deutlich größer. HEISSIG bemerkt, daß unter den primitiven Aceratherien-Formen die Arten *mirallesi* und *fahlbuschi* als einzige ihre oberen I^1 behalten; auch im übrigen zeigen beide Arten keine Tendenzen zur Modernisierung. Bezüglich der Bezahnung von *mirallesi* und *fahlbuschi* stimmt die Autorin der Meinung von HEISSIG zu: beide Arten stimmen in den vollständig molarisierten Prämolaren und den morphologischen Merkmalen gut überein. Die Zähne der Art *fahlbuschi* sind jedoch wesentlich kleiner, was sich besonders im Incisivengebiß zeigt.

Nach der revidierten Diagnose von DEFA & HEISSIG (1986) handelt es sich bei dem Rhinocerotiden von Can Julia um eine große Art von *Plesiaceratherium* mit langen und schwach abgeflachten unteren Incisiven und hohen, aber massiven Beinknochen. Die unteren Prämolaren zeigen eine Längsriefung



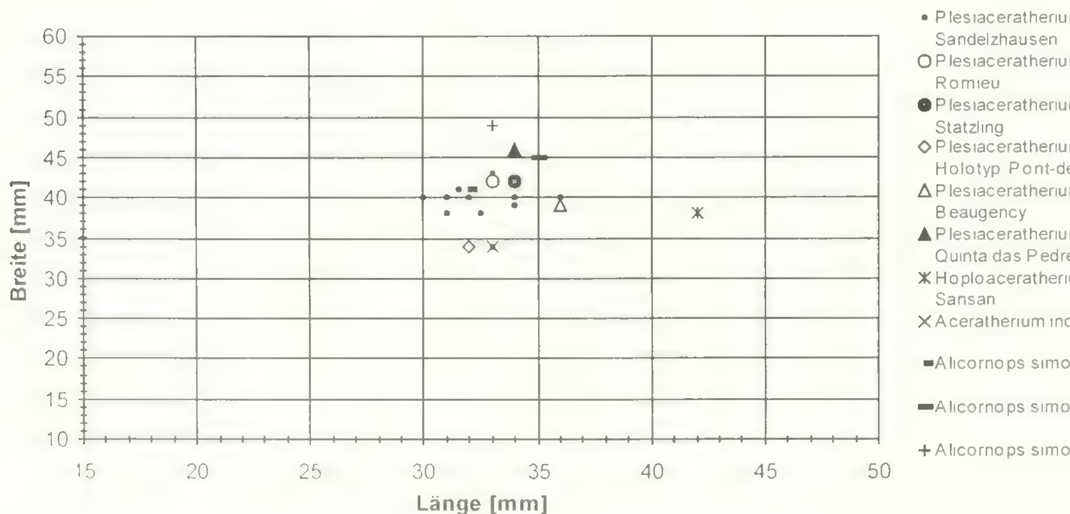


Abb. 84: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei P^4 - P von *Plesiaceratherium* und Vergleichsarten verschiedener Fundstellen.

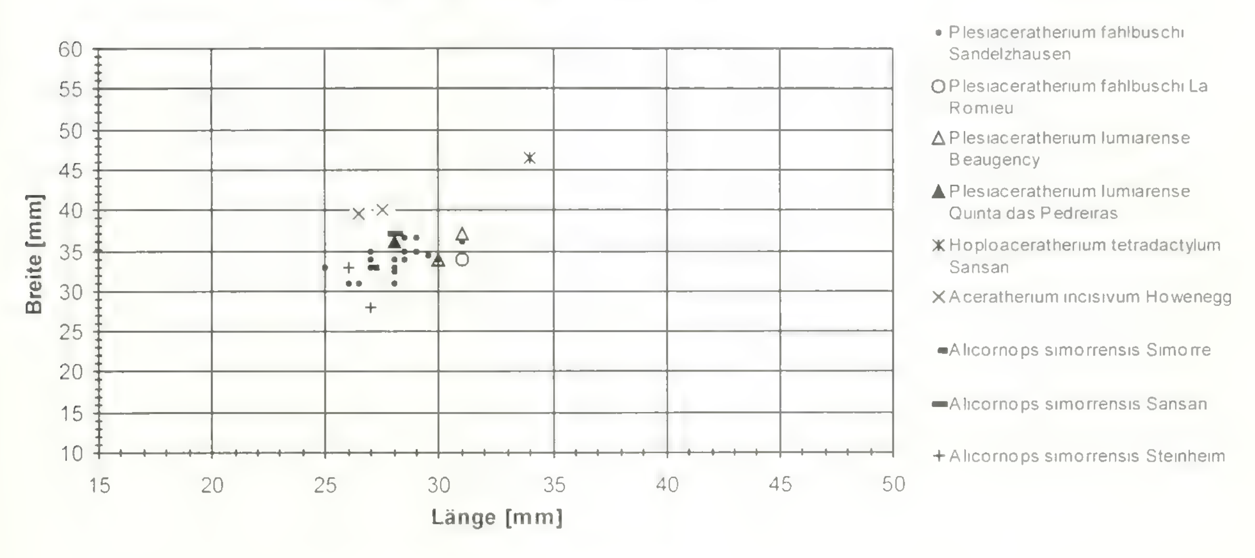
an der Außenwand und eine schwach abgeflachte Protoconid-Ecke. Die Autoren bemerken, daß das Typus-Material die Unterkiefer-Bezahnung und einige Beinknochen von einem Individuum umfaßt. Das Material wurde zunächst getrennt von den anderen Arten wegen der massiven unteren Incisiven; deren schwache Abflachung mit ovalem Querschnitt und schwache Krümmung paßt jedoch nicht zu *Hoploaceratherium tetradactylum*. Nach DEFA & HEISSIG hat *Plesiaceratherium mirallesi* eine schwach abgeflachte Protoconidkante an den unteren Prämolaren und eine ganz tiefe Außenfurche; das labiale Cingulum ist als deutliche Leiste oberhalb der Basis am Trigonid konzentriert oder auch als starker Riegel in der Außenfurche.

Die Autoren weisen nochmals daraufhin, daß die am wenigsten bekannte *Plesiaceratherium*-Art *mirallesi* aus dem Burdigal von Vallés-Penedés ist. Sie ist sehr groß verglichen mit anderen Aceratherini und kann deshalb nach DEFA & HEISSIG nicht der Ahne von einer der anderen Arten sein. Die Riefung und Abflachung der Außenwand der unteren Prämolaren ist das stärkste Argument, um die Art *mirallesi* zur Gattung *Plesiaceratherium* zu stellen. Die Annahme der Autoren, daß es sich in Georgensgmünd und Petersgmünd (Bayern) um eine großwüchsige Form von *Plesiaceratherium mirallesi* handelt, wird wieder verworfen; an diesen Lokalitäten tritt nur *Hoploaceratherium tetradactylum* auf.

CERDEÑO & NIETO (1995), die die Arten *platyodon* und *mirallesi* zur Gattung *Protaceratherium* stellen, sind der Meinung, daß es sich bei *Plesiaceratherium* um ein Synonym von *Protaceratherium* handelt. Dagegen spricht, daß *Protaceratherium* als autochthoner Rhinocerotide in Europa (MN 1) bekannt ist, wohingegen die ersten Plesiaceratherien Einwanderer aus Asien waren [bekannt aus den Bugti-Beds (MN 3), Baluchistan].

Während eines Aufenthaltes in Toulouse konnte die Autorin am dortigen Naturkundemuseum Material von *Plesiaceratherium mirallesi* aus Montréal-du-Gers (Béon) untersuchen und zum Vergleich mit in diese Arbeit einbeziehen:

Von den oberen Prämolaren besitzt der P^2 kein externes Cingulum; linguales, anteriores und posteriores Cingulum



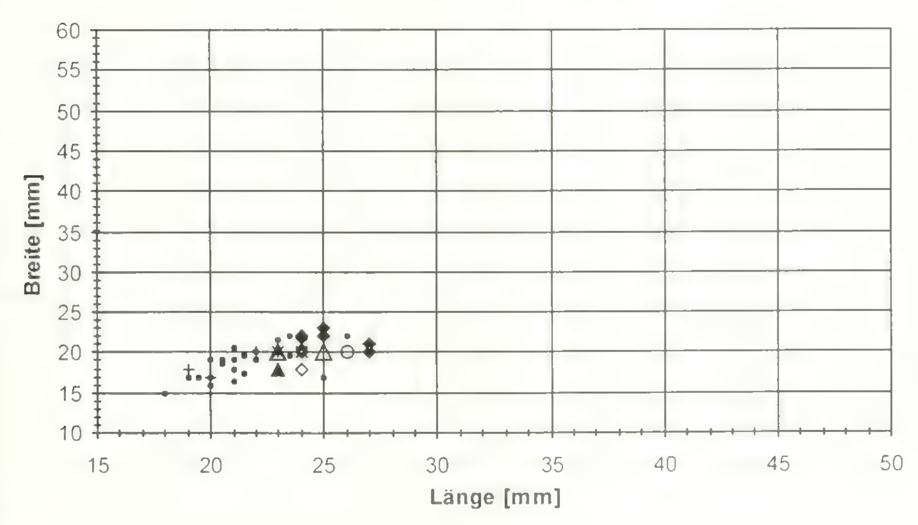
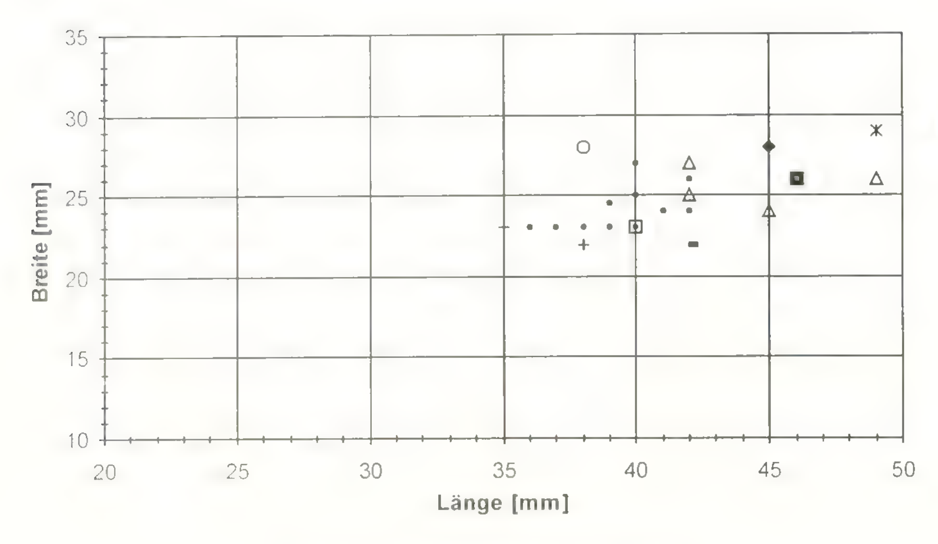
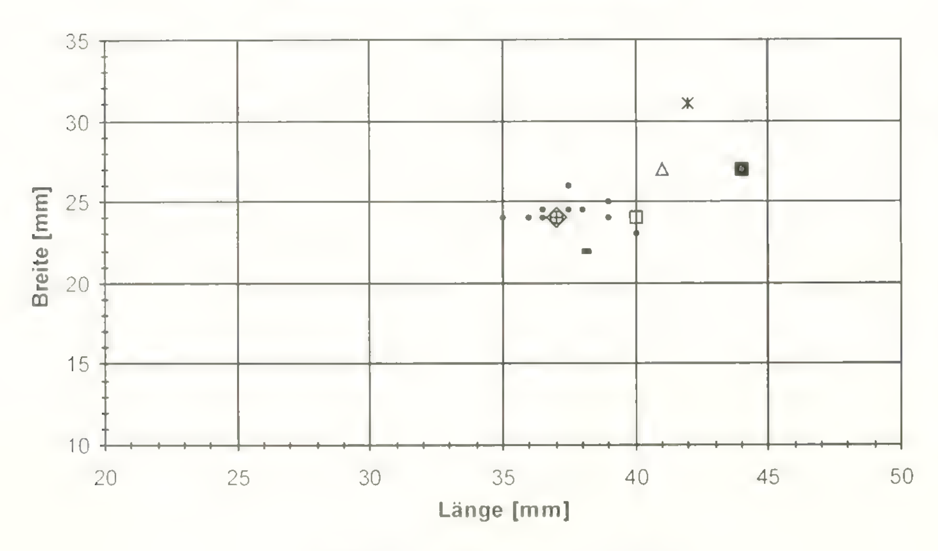


Abb 84: Fortsetzung.





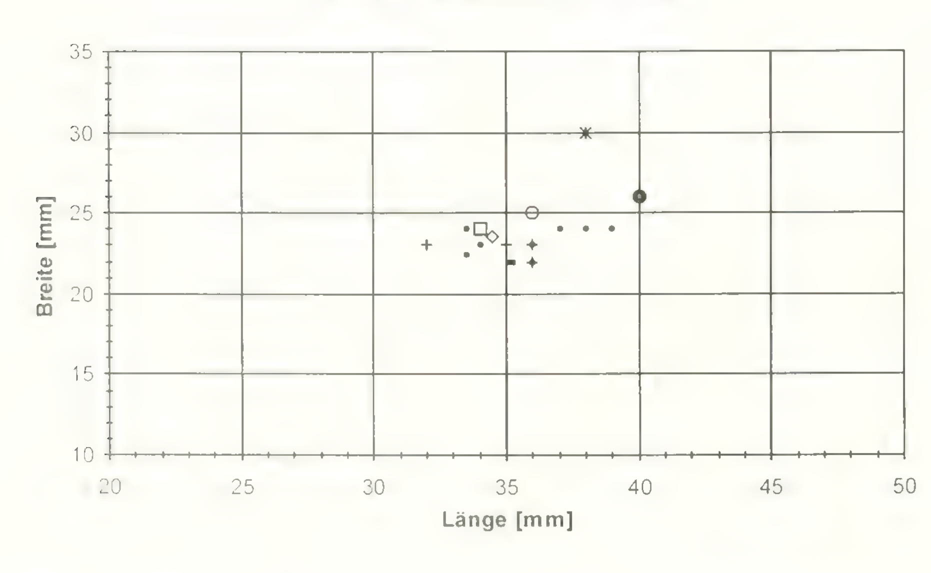
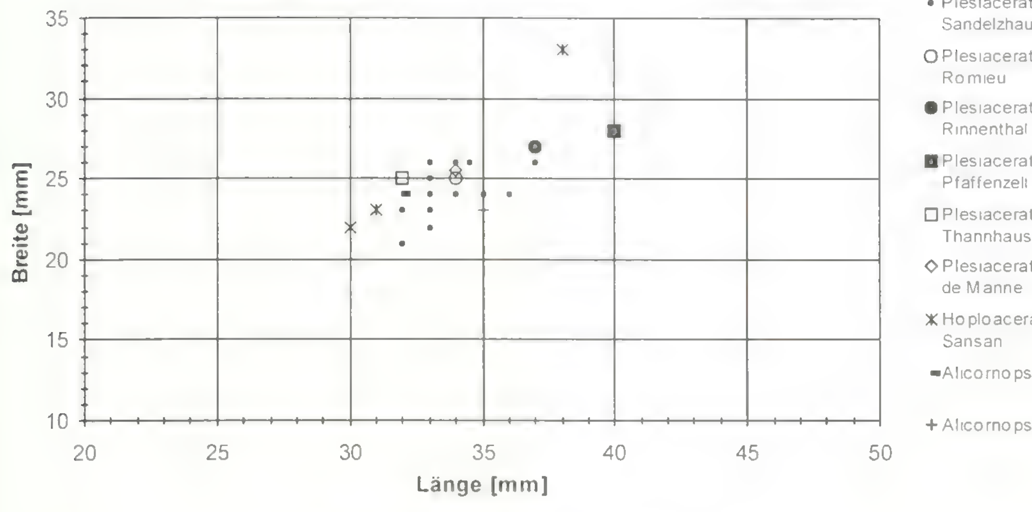
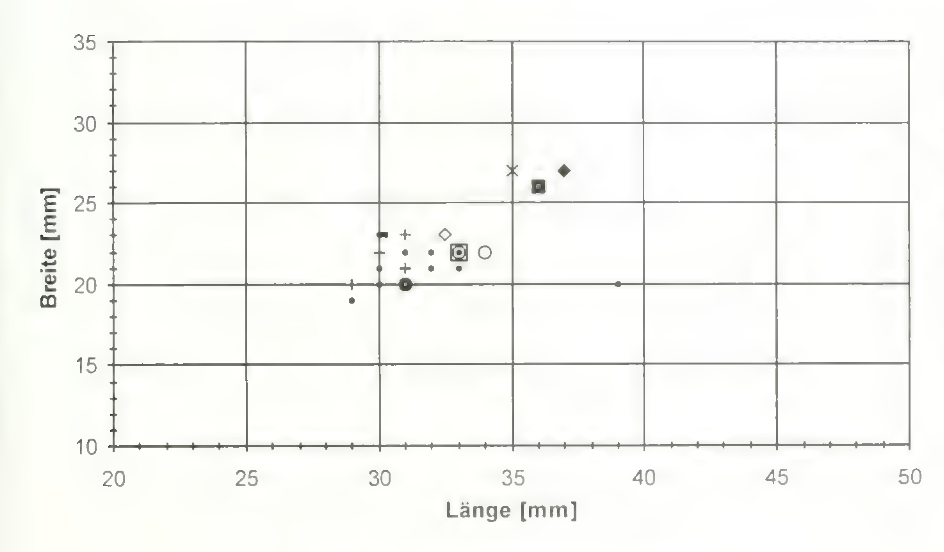


Abb. 85 Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei M_1 - M_3 von *Plesiaceratherium* und Vergleichsarten verschiedener Fundstellen.





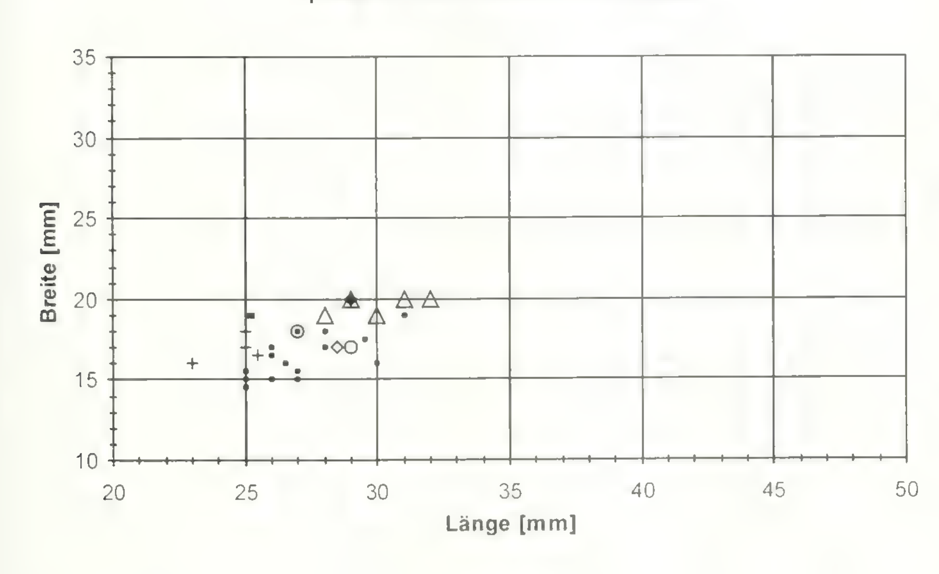


Abb. 86: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei P_4 - P_2 von *Plesiaceratherium* und Vergleichsarten verschiedener Fundstellen.

bilden jedoch eine starke, durchgehende Leiste; die Crista fehlt, das Crochet ist klein und einfach gefaltet, Furchen sind nicht ausgebildet. Die Cingula am P^3 sind wie am P^2 entwickelt, die Crista ist klein, das Crochet als einfacher Sporn ausgebildet, der Medisinus eng, eine hintere Protoconusfurche ganz schwach angedeutet, Mesostyl und Metaconusrippe fehlen an der Externseite. Am P^4 ist eine starke Verschmelzung zwischen Hypoconus und Protoconus im Medisinus ausgebildet; bei P^3 und P^2 ist sie zwar auch vorhanden, aber schwächer.

Obere Molaren: am M^3 ist das posteriore Cingulum als starke Leiste ausgebildet, nimmt ca. $^1/_3$ der Außenwand ein und geht lingual um den Hypoconus herum in das linguale Cingulum über und endet im Medisinus. Eine vordere Hypoconusfurche ist ausgebildet, jedoch nicht sehr tief, der Medisinus ist weit ohne Zapfenbildung. Die hintere Protoconusfurche ist besonders stark und tief ausgebildet, d. h. Antecrochet und Protoconus sind okklusal abgeschnürt; der Protoconus ist basal ganz breit, die vordere Protoconusfurche ist schwächer. Der M^2 zeigt kein Außencingulum, Metaconusrippe und Mesostyl fehlen. Das linguale Cingulum ist als Riegel zwischen Hypoconus und Protoconus erkennbar. Die hintere Protoconusfurche ist tief und markant, so daß das Antecrochet okklusal stark abgeschnürt erscheint; Crochet und vordere Protoconusfurche sind schwach ausgebildet. Die Merkmale am M^1 sind denen von M^2 vergleichbar.

Untere lakteale Prämolaren: die Außenwand des D_2 ist gerunzelt, das linguale Cingulum als Riegel in der rudimentären Trigonid- und besonders in der Talonid-Grube entwickelt. Am D_3 ist das Paralophid gespalten, eine Protoconidfalte angedeutet, die Außenwand ebenso gerunzelt. Der D_4 zeigt ein labiales, leistenartiges Cingulum nur am Trigonid und als Riegel in der Außenfurche; lingual sind zwei Cingulum-Riegel nur im Ausgang von Talonid- und Trigonidgrube vorhanden.

Incisiven: es liegen einige Symphysen vor mit großen Alveolen für die I_2 (Durchmesser 31 und 22 mm); die kleinen I_1 Alveolen sind auf die Unterseite (Labialseite) gerutscht (Durchmesser 5 und 11 mm). Die wenigen aus Sandelzhausen bekannten I_1 konnten noch nicht alle eindeutig systematisch zugeordnet werden, sind aber deutlich kleiner als die von *Plesiaceratherium mirallesi* in Montréal.

Die unteren männlichen I_2 aus Montréal sind – im Gegensatz zu den fast geraden von *Plesiaceratherium fahlbuschi* aus Sandelzhausen (Durchmesser 30 und 21 mm) und den großen, ebenfalls nur leicht gekrümmten I_2 von *Plesiaceratherium* mirallesi aus Can Julia (Durchmesser 37 und 24 mm) – stark gekrümmt (Durchmesser 26 und 19 mm). Untere weibliche Incisiven sind noch nicht bekannt. Die vorliegenden oberen I^1 von *mirallesi* aus Montréal ähneln in Größe und Aussehen dem von CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS (1955) abgebildeten oberen I^1 aus Can Julia (Taf. 2, Fig. 4, 4a) und unterscheiden sich deutlich von den längeren, schlankeren und deutlich gekrümmten I^1 von *Plesiaceratherium fahlbuschi* aus Sandelzhausen. Ob es sich bei den I^1 aus Montréal um Zähne von männlichen oder weiblichen Individuen handelt, ist noch unklar.

Abschließend kann gesagt werden, daß die systematische Einordnung der Art *mirallesi* zur Gattung *Plesiaceratherium* berechtigt ist: die Riefung und Abflachung der Außenwand der unteren Prämolaren sind – wie schon von DEFA & HEISSIG (1986) bemerkt – das stärkste Argument für diese Zuordnung. Die Arten *fahlbuschi* und *mirallesi* besitzen vollständig molarisierte Prämolaren und zeigen Übereinstimmungen in den morphologischen Merkmalen; die Zähne von *mirallesi* sind jedoch insgesamt deutlich größer, besonders im Incisivengebiß. Die Art *fahlbuschi* zeigt stärkere Cingula, des Weiteren liegen die Zahngruben höher über der Basis. Beide Arten behalten unter den primitiven Aceratherinen als einzige ihre oberen I^1 und zeigen keine Tendenzen zur Modernisierung.

Plesiaceratherium platyodon (MERMIER, 1895)

Historischer Überblick: MERMIER (1895) stellt anhand eines Unterkiefers mit kompletter Bezahnung aus Pont-de-Manne en Royans (Ober-Burdigal) die neue Art *Acerotherium platyodon* (gr. platys = flach) auf und bildet sie ab (Taf. 1). Bei weiteren Grabungen in Pont-de-Manne wurde auch noch der zu demselben Individuum gehörende Schädel gefunden, den MERMIER (1896) beschreibt und abbildet (Taf. 2, Fig. 1-4).

ROMAN & VIRET (1934) beschreiben die Säugetierfauna aus dem Burdigal von La Romieu, wo drei Rhinocerotiden auftreten: Neben den kleinen Zähnen von *Ceratorhinus tagicus* und den voluminösen Überresten von *Brachypotherium brachypus* wurden Zähne einer intermediären Form gefunden, die wegen des starken Cingulums nicht zu *Lartetotherium sansaniense* gestellt werden können. Die Autoren ordneten die Reste deshalb *Aceratherium platyodon* (MERMIER) zu.

BALLESIO, BATTETA, DAVID & MEIN (1965) überarbeiten das von MERMIER beschriebene Material von *Aceratherium platyodon*. Der Holotypus (Schädel, Lyon, UCBL 99995; Unterkiefer, UCBL 99996) wird von den Autoren neu präpariert (das Stück war stark verdrückt), vermessen und abgebildet (Taf. 1, Fig. 1-3; Taf. 2, Fig. 1-3; Taf. 3, Fig. 1-2; Taf. 4, Fig. 1-3; Taf. 5, Fig. 1-2; Taf. 6, Fig. 1-2; Taf. 7, Fig. 1-2). HEISSIG (1972) äußert sich nur kurz zu *Aceratherium platyodon* und vermerkt, daß die Art einen modernen Schädelbau hat. Seiner Meinung nach könnte *platyodon* eine Seitenlinie von *Aceratherium* s. str. sein, deren Schädel frühzeitig modernisiert wurde.

GINSBURG & ANTUNES (1979) untersuchen die Rhinocerotiden des Mittel-Burdigals von Lissabon. *Aceratherium platyodon* ist dort schwach repräsentiert und scheint sich nicht von der typischen Form *Aceratherium platyodon* des unteren Burdigals von Pont-de-Manne en Royans zu unterscheiden.

Im Rahmen ihrer Revision zur Gattung *Plesiaceratherium* befassen sich DEFA & HEISSIG (1986) auch mit der Art *platyodon*. Nach ihrer revidierten Diagnose handelt es sich um eine mittelgroße Art von *Plesiaceratherium* mit langem Schädel.

Diskussion: Bei dem von MERMIER (1895) erwähnten Unterkiefer aus Pont-de-Manne von *Plesiaceratherium platyodon* handelt es sich um ein adultes Tier mit großen, abgeflachten I_2, die vom Autor als Caninen bezichnet werden. Leider erlaubt der Unterkiefer keine Rückschlüsse auf das eventuelle Vorhandensein von I_1.

ROMAN & VIRET (1934) ordnen einige Reste aus La Romieu der Art *platyodon* zu. Auf Grund der Größe der Zähne, der lingualen Brücke zwischen Hypoconus und Antecrochet an

den oberen Prämolaren, sowie der Ausbildung und Höhe des lingualen Cingulums handelt es sich jedoch nach heutigem Wissen bei den von ROMAN & VIRET (1934: 29, Text-Abb. 11; Taf. 8, Fig. 1, 2, 5, 6; Taf. 9, Fig. 1, 3, 7) abgebildeten Stücken um die Art *Plesiaceratherium fahlbuschi*. Des Weiteren stellen die von ROMAN & VIRET (1934: Taf. 8, Fig. 3, 4; Taf. 9, Fig. 3, 6) abgebildeten Zähne wegen der Größe der Stücke vermutlich nicht *fahlbuschi* oder *platyodon* dar, sondern *Brachypotherium brachypus*.

GINSBURG & ANTUNES (1979) erwähnen eine reiche Nashorn-Fauna, die im ausgehenden Burdigal bei Lissabon auftritt: *Aceratherium* nov. sp. aff. *platyodon* unterscheidet sich nach Meinung der Autoren von *Aceratherium platyodon* durch eine starke Molarisierung der oberen Prämolaren, kann aber von dieser Form nicht der Abkömmling sein, denn das Crochet verbindet sich nicht mit der Crista. Im unteren Langhien ist *Aceratherium* nov. sp. aff. *platyodon* schwach repräsentiert und scheint sich von seinem Vorgänger aus dem vorherigen Niveau zu unterscheiden.

DEFA & HEISSIG (1986) beschreiben die Art *platyodon* als ein *Plesiaceratherium* mit schwach molarisierten oberen Prämolaren mit kurzem Metaloph und kurzer Postfossette. Die unteren Incisiven sind abgeflacht, die unteren Prämolaren zeigen eine externe Riefung. Die Autoren vermerken, daß *Plesiaceratherium platyodon* von den anderen Arten getrennt wird wegen des etwas breiteren Schädels. Die schwächste Furchung aller Plesiaceratherien an den oberen Prämolaren zeigt *platyodon*, wo sie jedoch auch am P^2 auftritt. Nach DEFA & HEISSIG zeigt sich die schwache Molarisierung der oberen Prämolaren bei *platyodon* hauptsächlich durch den kurzen Metaloph und die starke linguale Brücke, die die Innenhöcker verbindet; diese ist jedoch sehr variabel bei allen Arten von *Plesiaceratherium*. An den oberen Molaren von *platyodon* ist das Crochet schwach ausgebildet oder fehlt ganz. Die unteren Prämolaren zeigen nach Meinung der Autoren eine markante Abflachung der Protoconidkante und eine noch tiefere Außenfurche als *Plesiaceratherium fahlbuschi*; das Cingulum zieht entlang des Talonids bis zur Außenfurche.

Die Art *platyodon* unterscheidet sich von *fahlbuschi* durch die nur schwach molarisierten und schwach gefurchten oberen Prämolaren; der von DEFA & HEISSIG (1986) erwähnte unterschiedliche Schädelbau der beiden Arten wurde von der Autorin nicht untersucht. Der Beschreibung der morphologischen Gebiß-Merkmale von *platyodon* durch DEFA & HEISSIG stimmt die Autorin zu. Die Zahnmerkmale des Holotyps von *Plesiaceratherium platyodon* aus Pont de Manne wurden in die Diagramme der Vergleichsfundstellen (Abb. 83-86) mit einbezogen. Die oberen Molaren, die unteren Molaren sowie die unteren Prämolaren liegen im Wertebereich der Sandelzhausener Zähne von *fahlbuschi*; nur der P^4 von *platyodon* ist länger, aber schmaler als die P^4 aus Sandelzhausen und der P^3 von *platyodon* ist kürzer und schmaler als die P^3 aus Sandelzhausen. Die Arten *fahlbuschi* und *platyodon* stimmen zwar in den metrischen Zahn-Merkmalen weitgehend überein, unterscheiden sich aber in der Ausprägung der morphologischen Zahn-Merkmale.

Plesiaceratherium lumiarense (ANTUNES & GINSBURG, 1983)

Historischer Überblick: HEIZMANN, GINSBURG & BULOT (1980) erwähnen in ihrer Faunenliste von La Romieu *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi*. ANTUNES & GINSBURG (1983) stellen die neue Art *lumiarense* an Material der Sablière de Quinta de Pedreiras bei Lumiar, Lissabon auf. Als Holotypus wurde eine gut erhaltene vollständige Oberkiefer-Zahnreihe bestimmt (Maxilla dex mit P^1 - M^3, Nr. 86, Taf. 4, Fig. 4). Als Diagnose geben die Autoren an, daß es sich bei *lumiarense* um eine benachbarte, aber weiter entwickelte und größere Art als *Aceratherium platyodon* mit stärker molarisierten Prämolaren handelt.

	platyodon	***lumiarense***	***fahlbuschi* (Sandelzhausen)**
Molarisierung der Prämolaren	schwach	intermediär: stärker als bei *platyodon*, schwächer als bei *fahlbuschi*	vollständig
Verschmelzung zw. Protoconus und Hypoconus an den oberen Prämolaren	vorhanden	vorhanden	nur bei 50% der P^3 und 46 % der P^4 noch vorhanden
Ausbildung des Hypoconus	schwach, d.h. kürzer als der Protoconus	noch etwas kürzer als der Protoconus	genauso lang wie der Protoconus
Obere Molaren	Crochet fehlt	Crochet vorhanden	meist als einfacher Sporn vorhanden
Obere Prämolaren	P^3, P^4 lingual abgerundet	weniger abgerundet	lingual eckige Konturen an P^3 und P^4
Entwicklungsstufe der Art	primitiv	intermediär	am weitesten entwickelt
Crochet u. Crista an den oberen Prämolaren	verbunden	nicht mehr verbunden	bei P^2 und P^3 ist eine Crista fast immer vorhanden und am P^2 sehr häufig, am P^4 gelegentlich und am P^3 selten mit dem Crochet verschmolzen

Tab. 102: Unterscheidungskriterien der *Plesiaceratherium*-Arten *platyodon*, *lumiarense* und *fahlbuschi*.

GINSBURG & BULOT (1984) gehen auf die Fundstelle Bézian à la Romieu ein und beschreiben die ihrer Meinung nach dort reichlich vorhandene Art *lumiarense*. Sie ordnen die Art der Gattung *Plesiaceratherium* zu und beschreiben die einzelnen Zahnpositionen. Der Vorschlag von DEFA (1983), innerhalb der Gattung *Plesiaceratherium* alle Aceratherien aus Europa mit langen Metapodien zu vereinigen (*Aceratherium platyodon, fahlbuschi, mirallesi*), wird von GINSBURG & BULOT nicht gutgeheißen. DEFA & HEISSIG (1986) bemerken, daß von der Art *lumiarense* weder Schädel noch Symphyse bekannt sind und auch das postcraniale Skelett noch nicht untersucht wurde.

Diskussion: ANTUNES & GINSBURG (1983) weisen in ihrer Arbeit über die miozänen Nashörner von Lissabon darauf hin, daß „*Aceratherium*" *lumiarense* aus dem Ober-Burdigal klar fortgeschrittener im Vergleich zu seinem Vorfahren *Aceratherium platyodon* aus dem Mittel-Burdigal ist.

Unterschiede: „*Aceratherium*" *platyodon* ist primitiver: Die Prämolaren P^3 und P^4 sind lingual abgerundet und der Hypoconus ist kürzer als der Protoconus; bei *lumiarense* sind die oberen Prämolaren lingual weniger abgerundet. An den Molaren von „*Aceratherium*" *lumiarense* erscheint ein Crochet, das bei „*Aceratherium*" *platyodon* nicht existiert. An den letzten Prämolaren von „*Aceratherium*" *platyodon* verbinden sich Crochet und Crista, nicht mehr bei „*Aceratherium lumiarense*"; außerdem ist die Art *platyodon* etwas kleiner. Im Gegensatz dazu ist *fahlbuschi* weiter entwickelt: die oberen Prämolaren dieser Art sind stärker molarisiert. Die Brücke, die Protoconus und Hypoconus bei *platyodon* und *lumiarense* verbindet, ist hier verschwunden wie übrigens auch bei „*Aceratherium*" *tetradactylum*. Vergleiche mit „*Aceratherium*" *mirallesi* sind nach Meinung von ANTUNES & GINSBURG (1983) schwierig, da diese Art rar repräsentiert ist. Es ist jedoch eine Form, die sich von denen aus Lissabon unterscheidet, da die Metapodien andere Proportionen haben.

Die Autoren stellen das „*Aceratherium*" aus Lissabon zwischen das ältere und primitivere „*Aceratherium*" *platyodon* (mit einer mehr rundlichen internen Kontur an den oberen Prämolaren und einem noch schwachen Hypoconus) und das jüngere und weiterentwickelte „*Aceratherium*" *fahlbuschi* (mit eher eckigen Konturen am P^3 und P^4 und einem Hypoconus, der genauso wie der Protoconus entwickelt ist). ANTUNES & GINSBURG (1983) vergleichen die Art *lumiarense* aus Lissabon mit dem „*Aceratherium*" aus La Romieu von nahezu demselben Alter und vermuten, daß es sich dort um dieselbe Art handelt. Die Prämolaren aus La Romieu zeigen auch eine eckige interne Kontur, der Hypoconus ist gut entwickelt, Crista und Crochet sind nicht verschmolzen. Nach Meinung der Autoren kann diese Form nicht zu *fahlbuschi* gestellt werden, da die oberen Prämolaren zu breit sind; der Hypoconus ist noch zu kurz im Vergleich zum Protoconus und es ist noch eine interne Verschmelzung zwischen Protoconus und Hypoconus wie bei der Form aus Lissabon ausgebildet. Die Art *lumiarense* aus dem Becken von Lissabon unterscheidet sich also nach ANTUNES & GINSBURG deutlich von der älteren Form „*Aceratherium*" *platyodon*, sowie den jüngeren und weiterentwickelten Arten *fahlbuschi* und *tetradactylum* und ist identisch mit den Stücken aus La Romieu von benachbartem Alter. Die Autoren meinen, daß die Verschmelzung zwischen Hypoconus und Protoconus bei den Arten *platyodon* und *lumiarense* vorhanden ist und bei *fahlbuschi* fehlt. An neuem Material aus Sandelzhausen kann jedoch gezeigt werden, daß bei 50% der oberen P^3 eine Verschmelzung ausgebildet ist; bei den oberen P^4 aus Sandelzhausen überwiegen zwar Zähne ohne Verschmelzung zwischen Hypoconus und Protoconus, sie wird aber bei 46% der P^4 ebenfalls ausgebildet. An den oberen Prämolaren der Art *fahlbuschi* ist fast immer eine Crista vorhanden (besonders an P^2 und P^3), die am P^2 sehr häufig, am P^4 gelegentlich und am P^3 selten mit dem Crochet verschmolzen ist.

Bei den von GINSBURG & BULOT (1984, Taf. 1, Fig. 1-14) als *Plesiaceratherium lumiarense* abgebildeten Zähnen handelt es sich nach Meinung der Autorin um *Plesiaceratherium fahlbuschi;* die Zähne zeigen zwar mit *fahlbuschi* vergleichbare morphologische Merkmale, sind allerdings deutlich größer.

Nach DEFA & HEISSIG (1986) zeigen die oberen Prämolaren von *lumiarense* eine intermediäre Molarisationsstufe zwischen *Plesiaceratherium platyodon* und *Plesiaceratherium fahlbuschi;* die Autorin schließt sich dieser Meinung an.

GINSBURG (freundl. mündl. Mitt.) ist der Meinung, daß es sich bei den Stücken der Fundstelle Beaugency-Tavers um *Plesiaceratherium lumiarense* handelt. Die Autorin, die Stükke von dieser Fundstelle untersucht hat, stimmt GINSBURG zu, da sich die Zähne nach den in Tab. 102 aufgeführten Kriterien zu *lumiarense* stellen lassen. HEISSIG bestimmte Fossilien aus Beaugency-Tavers als *Plesiaceratherium* cf. *fahlbuschi*. Die Autorin stellte bei der Untersuchung von Zähnen verschiedener Fundstellen fest, daß die Zähne aus Beaugency zwar deutlich größer sind als die Stücke aus Sandelzhausen, sich aber in den morphologischen Merkmalen stark ähneln.

Es stellt sich die Frage, ob die Art *lumiarense* ein Synonym zu *fahlbuschi* darstellt oder ob es sich um zwei Arten handelt, die sich lokal gegenseitig vertreten, wobei die etwas größere Art *lumiarense* in Frankreich, Spanien und Portugal und die Art *fahlbuschi* in Deutschland und Frankreich (?) auftritt. Die Autorin ist der Meinung, daß es sich um zwei Arten handelt, von denen *fahlbuschi* außer in Deutschland auch in Bézian à la Romieu vorkommt und *lumiarense* neben Fundstellen in Portugal auch in Beaugency-Tavers auftritt. Anhand der Kriterien in Tab. 102 sind die morphologischen Merkmale von *lumiarense* und *fahlbuschi* vergleichbar, nicht jedoch die metrischen Merkmale; *lumiarense* aus Beaugency zeigt nicht nur größere adulte, sondern auch deutlich größere lakteale Zähne. Auffallend ist jedoch, daß die Art *lumiarense*, die auf allen Zahnpositionen größere Zähne als *fahlbuschi* zeigt, einen kleineren unteren weiblichen Incisiven besitzt als *fahlbuschi*. Untere männliche Incisiven von *lumiarense* stehen zum Vergleich leider nicht zur Verfügung.

3.2.14 Vergleiche mit weiteren Aceratherien-Gattungen

Hoploaceratherium tetradactylum (LARTET, 1837)

Historischer Überblick: GINSBURG (1974) befaßt sich mit den Rhinocerotiden aus Sansan: *Aceratherium tetradactylum* ist dort durch mehrere komplette Schädel sowie ei-

nige Unter- und Oberkiefer repräsentiert. HEISSIG (1976: 64) gibt für die Arten *tetradactylum* und *incisivum* eine Synonymieliste an und bemerkt, daß der Name *tetradactylum* vor kurzer Zeit noch für alle obermiozänen primitiven *Aceratherium*-Arten mit Ausnahme von *A. simorrensis* verwendet wurde. Dies war deshalb zulässig, weil Vierzehigkeit und Hornlosigkeit bei diesen Arten weit verbreitet sind. Viele obermiozäne Formen können jedoch nicht mit der Typusart *tetradactylum* aus Sansan in Verbindung gebracht werden, da von der Typlokalität Schädel vorliegen, die einen deutlichen kleinen Hornstuhl tragen, keine persistierende I^1, große Backenzähne und obere Prämolaren besitzen, deren Innencingulum reduziert ist. In seiner Diagnose (Neufassung) beschreibt HEISSIG (1976: 64) die Art *tetradactylum* als große Art der Gattung *Aceratherium* mit kleinem, terminalem Hornstuhl, wobei fraglich bleibt, ob dieser Hornstuhl nur bei den Männchen auftritt.

GUERIN (1980) beschreibt die Art *tetradactylum* als ein *Aceratherium* von mittlerer Statur, die in Sansan (Frankreich, Mittelmiozän, MN 6) definiert wurde, reichlich in den Säugetierzonen MN 6 und 7 vorkommt und bis in Zone MN 9 nachgewiesen werden kann. Die räumliche Ausdehnung dieser Art ist beträchtlich: außerhalb von Spanien (mehr als 6 Fundstellen) findet man sie in Frankreich (SW und SE), W-Deutschland (wesentlich: Steinheim), sowie an einem guten Dutzend weiteren Fundstellen in W-Europa. Sie existiert auch in Österreich (WANG 1929, THENIUS 1951) und sogar in der Türkei (HEISSIG 1976).

Die Art *tetradactylum* LARTET, 1837 wurde zur Typus-Art der von GINSBURG & HEISSIG (1989) neu aufgestellten Gattung *Hoploaceratherium* bestimmt, seit geklärt wurde, daß die Unterschiede von *A. tetradactylum* zu *A. incisivum* (KAUP, 1832) den Art-Level übersteigen. Autoren wie OSBORN (1900) separierten die Art *tetradactylum* als Vorfahren von *A. incisivum* des oberen Miozäns von Eppelsheim. Bessere Kenntnis der Aceratherini bestätigte, daß die Merkmale, die beiden Arten gemein sind, tatsächlich den Rang des Tribus haben. Nach heutigen Kenntnissen übersteigen die Unterschiede in der Merkmalsausprägung der Arten *tetradactylum* und *incisivum* weit die mögliche Variation innerhalb einer Gattung. Deshalb schlagen GINSBURG & HEISSIG den neuen Gattungsnamen *Hoploaceratherium* für die Art *tetradactylum* vor.

Diskussion: GINSBURG (1974) beschreibt „*Aceratherium*" *tetradactaylum* aus Sansan: Die Incisiven sind sehr kräftig, die oberen Prämolaren viereckig mit einem starken, internen Cingulum. Die oberen Molaren besitzen ein starkes Antecrochet, der M_3 ist kürzer als der M_2. Nach der Meinung von GINSBURG stammt „*Aceratherium*" *tetradactylum* von „*Aceratherium platyodon*" des Burdigals ab und kommt bis ins obere Vindobon vor.

HEISSIG (1976) beschreibt die Zähne von *tetradactylum*: Die unteren I_2 sind groß, schwach gekrümmt, die oberen I^1 nicht persistent. Die Backenzähne sind breit, wobei die oberen eine kurze Postfossette zeigen. Die semimolariformen Prämolaren besitzen teilweise ein reduziertes Innencingulum; der untere P_2 ist etwas verkleinert, bleibt aber lang und schlank. GUERIN (1980) bemerkt, daß HEISSIG (1976) für diese Art nicht persistente I^1 angibt, wohingegen sich GINSBURG (1974) für obere und untere sehr kräftige Incisiven ausspricht. Nach GUERIN sind die Backenzähne von *tetradactylum* stark brachydont.

ANTUNES & GINSBURG (1983) äußern sich nur kurz zur Art *tetradactylum* und bemerken, daß an den oberen Prämolaren zwischen Hypoconus und Protoconus keine linguale Brücke ausgebildet ist; an den beiden hinteren oberen Prämolaren sind Hypoconus und Protoconus gleich stark entwickelt. GINSBURG & BULOT (1984) bemerken, daß es bei „*A.*" *tetradactylum* zu einer extremen Crochet-Entwicklung kommt, die an P^2 - M^3 die Crista bei den meisten Individuen verbindet.

Nach DEFA & HEISSIG (1986) besitzt die Art *tetradactylum* dicke untere I_2 mit rundlichem Kronenquerschnitt, wenn auch die Krone nach lingual geweitet ist. Gelegentlich tritt ein I_1 auf; das Diastema ist ganz kurz wie auch die Symphyse. An den oberen Backenzähnen sind nur schwache Mesostyl- und Metaconus-Rippen ausgebildet, der Paraconus ist lang und stumpf, hat nach posterior keine klare Begrenzung und liegt vor der Mitte der Außenwand. Da „*A.*" *tetradactylum* sein terminales Horn beibehalten hat, kann die Gattung nach DEFA & HEISSIG (1986) nicht mit *Plesiaceratherium* verknüpft werden.

GINSBURG & HEISSIG (1989) stellen den neuen Gattungsnamen *Hoploaceratherium* für die Typusart *tetradactylum* auf. Ihre Diagnose lautet: primitiver Aceratherine mit einem schwachen Hornbuckel auf der Spitze der unverschmolzenen Nasalia bei den Männchen. Die oberen Incisiven fehlen, die unteren I_2 sind vergrößert und mäßig stark gebogen; für die I_1 ist kein Platz in der schmalen Symphyse, sofern sie vorhanden sind, sind diese Zähne labial plaziert. Unterschiede und Verwandtschaften nach GINSBURG & HEISSIG: Die Gattung *Hoploaceratherium* unterscheidet sich von allen europäischen Aceratherini durch die Beibehaltung eines primitiven Horn-Typs und ist

	Plesiaceratherium fahlbuschi	*Hoploaceratherium tetradactylum*
Stratigraphische Verbreitung	MN 5 - MN 6	MN 6 - MN 9
Hornausbildung	hornlos	behält einen primitiven Horn-Typ bei (nur bei den Männchen ?)
Obere I^1	vorhanden	fehlen
Untere I_2	kleiner als bei *tetradactylum*, schwach gekrümmt und stark abgeflacht	die Größe überschreitet die aller anderen europäischen Gattungen; mäßig stark gekrümmt mit rundlichem Querschnitt
Obere Prämolaren	vollständig molarisiert mit ununterbrochenem Innencingulum	semimolariform mit reduziertem Innencingulum

Tab. 103: Unterscheidungskriterien von *Plesiaceratherium fahlbuschi* und *Hoploaceratherium tetradactylum*.

die erste Gattung in Europa mit einem totalen Verlust der oberen Incisiven. Die Größe der unteren I_1 überschreitet die aller anderen europäischen Gattungen.

Verglichen mit *Plesiaceratherium* sind die wichtigsten Merkmale von *Hoploaceratherium* das Vorhandensein eines Horns und das Fehlen der oberen Incisiven. Einige Tendenzen bei *Plesiaceratherium* sind ähnlich, aber auf einer primitiveren Stufe. Das schließt die beginnende Reduktion der oberen und die schwache Krümmung der unteren Incisiven ein. Die starke Abflachung der unteren I_1 steht in Kontrast zu *Hoploaceratherium*. Die langen schlanken Beine von *Plesiaceratherium* wurden als primitiver angesehen als die massiveren von *Hoploaceratherium*. Die Arten *tetradactylum* und *incisivum* sind in mehreren Merkmalen moderner als die Arten *mirallesi* und *fahlbuschi*.

Das Vorhandensein oder Fehlen von oberen Incisiven bei *Aceratherium* von der Typ-Lokalität ist nach Ginsburg & Heissig (1989) noch eine ungelöste Frage. Bei der Rekonstruktion von Kaup (1832) wurde der Typusschädel mit einem sehr langen Incisiven versehen, der unzweifelhaft zu *Brachypotherium goldfussi* gehörte. Des Weiteren zeigen beschriebene Exemplare aus Höwenegg das Vorhandensein eines kleinen I^1; dieser Schädel ist jedoch zu klein verglichen mit dem Holotyp.

Schlußfolgerung: *Hoploaceratherium* ist deutlich getrennt von allen bekannten Gattungen der Aceratherini. Einige Ähnlichkeiten zu späteren Formen können phylogenetische Verwandtschaften anzeigen. Nach Ginsburg & Heissig (1989) können eines Tages selbst einige hergeleitete Formen anderer Kontinente zu dieser Gattung zurückverfolgt werden, der primitivsten aller behornten Aceratherini.

Untere Milchzähne und P^1 von *Hoploaceratherium tetradactylum* aus Sansan im Vergleich mit Zähnen aus Sandelzhausen (D_4 dex, Sa 6377; D_3 dex, Sa 6373; D_2 dex, Sa 6376)

Die Morphologie der D_4 von *Hoploaceratherium tetradactylum* aus Sansan und der D_4 von *Plesiaceratherium fahlbuschi* aus Sandelzhausen ist recht ähnlich. Das linguale und besonders das labiale Cingulum ist bei *fahlbuschi* variabler, die Zähne aus Sansan generell etwas größer. An der labialen und posterioren Zahnseite zeigt *fahlbuschi* eine deutliche Längsrunzelung. D_2 von *fahlbuschi* ist etwas kleiner, das antero- und postero-labiale Cingulum markanter und die Längsrunzelung an der Außenwand deutlicher; eine Außenfurche ist noch schwach erkennbar. Der weit nach hinten gebogene Metalophid-Innenschenkel ist nie mit dem Entoconid verbunden. D_2 von *tetradactylum* ist anterior wie posterior gleich breit, wohingegen sich der D_2 bei *fahlbuschi* nach vorne verschmälert. In der Länge sind die D_3 von *fahlbuschi* größer, in der Breite mit *tetradactylum* vergleichbar. Ein linguales Cingulum fehlt bei *fahlbuschi* und das Paralophid ist meist zweiästig ausgebildet.

Die P^1 von *Hoploaceratherium tetradactylum* aus Sansan sind deutlich größer als die von *fahlbuschi*. Ein anteriores Cingulum ist bei *tetradactylum* meist als zarter Saum, das posteriore als starker Wulst ausgebildet. Von den beiden Querjochen fehlt der Protoloph wie bei *Prosantorhinus germanicus*; das hintere Joch, der Metaloph, ist an der internen Anheftungsstelle am Ectoloph oft sehr schmal und verbreitert sich nach lingual. Bei *fahlbuschi* ist der Protoloph zwar deutlich reduziert, d. h. kürzer und schmaler, aber noch ausgebildet.

Anhand der Längen- und Breitenwerte in den Diagrammen der Vergleichsfundstellen (Abb. 83-86) wird deutlich, daß *Hoploaceratherium tetradactylum* auf nahezu allen Zahnpositionen von den untersuchten Vergleichsarten und -gattungen die größten Zähne besitzt.

Aceratherium incisivum Kaup, 1832

Allgemeiner Überblick: *Aceratherium incisivum* wird in der älteren Literatur sehr häufig genannt und von vielen Fundorten beschrieben. Da ein Vergleich der Art *incisivum* von all diesen Lokalitäten mit *Plesiaceratherium fahlbuschi* in dieser Arbeit zu weit führen würde, beschränkt sich die Autorin auf einen Vergleich mit dem besten Material von *Aceratherium incisivum*, das aus Höwenegg stammt und von Hünermann (1982, 1989) beschrieben wurde.

Die Art *incisivum* ist von mittelgroßer bis großer Statur, hornlos und wurde anhand von Material aus Eppelsheim definiert. Heissig (1972a: 59) erwähnt die Ungewißheit des Ursprungs des Typusmaterials. Kaup (1832) hat Stücke beschrieben, die hauptsächlich aus Eppelsheim stammen, ebenso aus Budenheim, bekannt als Fundstelle aus dem Unter-Miozän (Tobien 1968), die jedoch auch eine Fauna von vallesischem Alter geliefert hat (Hunermann 1968). Des Weiteren führt Kaup auch weniger wichtige Fundorte auf. Nach Heissig (1972a: 59) umfaßt das Originalmaterial von Kaup mehrere Arten; ein Holotypus wurde nicht benannt.

A. incisivum erscheint im unteren Vallesium (MN 9) bis Ende des Turoliums (MN 13). Guerin (1980) belegt das Vorkommen dieser Art an 23 Fundorten. *A. incisivum* ist bekannt aus W-Europa, Frankreich (SW, Massif Central, Saône-Rhône-Flur), Spanien, Deutschland (in rheinischem Gebiet), auch in Zentraleuropa (Österreich); das Vorkommen der Art in Ost-Europa ist jedoch nicht bestätigt.

Die Arten *incisivum* und *belvederensis* koexistieren in MN 9, wurden jedoch nur in Eppelsheim zusammen am selben Fundort gefunden, deshalb ist Vorsicht geboten, beiden Arten einen gemeinsamen Ursprung zuzuschreiben. [Die Art *belvederensis* erweist sich als Nachfolger der Typusart *tetradactylum* im Obermiozän; die Stellung der Art *belvederensis* zu *Hoploaceratherium* und die Fortdauer einer weiterentwickelten Art von *Hoploaceratherium* ins Obermiozän kann durch weitere Funde bestätigt werden (Heissig 1996:145, 150)].

Bezüglich der Palökologie spricht sich Guérin (1980) für einen feucht-warmen und sumpfigen Wald aus, in dem die Art *incisivum* lebte. Die Odontologie von *incisivum* ist relativ gut bekannt (Guerin 1980, Hunermann 1982).

Isolierte obere Backenzähne zeigen nach Guerin (1980) wenig Variation und keine statistischen Besonderheiten; im oberen Vallesium sind eine Reihe von Zähnen genauso lang wie Zähne im unteren Vallesium mit nur etwas kürzeren Molaren. Auch die unteren Zähne zeigen laut Guerin keine besonderen Variationen. Der obere I^1 ist gut entwickelt (meint

GUÉRIN 1980: 394); vom Höwenegg ist der I^1 nur in Zahnsplittern überliefert (HÜNERMANN 1989: 96). Der untere I_2 ist kräfig und mittelstark gekrümmt.

Das *Aceratherium incisivum* vom Höwenegg im Vergleich mit *Plesiaceratherium fahlbuschi* aus Sandelzhausen

Süßwasserablagerungen der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg (unteres Vallesium, MN 9) im Hegau (SW-Deutschland) lieferten zwei vollständige Skelette von *Aceratherium incisivum* (die vollständigsten Skelette von Nashörnern aus dem europäischen Tertiär), die HÜNERMANN (1982, 1989) eingehend beschreibt.

Da die Autorin die Stücke vom Höwenegg nicht im Original gesehen hat, bezieht sich der Vergleich auf die von HÜNERMANN (1989) beschriebenen Zähne sowie die Abbildungen (Tafel 4) und Zeichnungen (Abb. 4, 9) der Zähne.

Incisiven: Der obere I^1 vom Höwenegg ist nur in Zahnsplittern überliefert und war wahrscheinlich nur schwach entwickelt, da auch der Processus praemaxillaris schlank ausgebildet war; ein Vergleich mit den gut erhaltenen oberen Incisiven von *fahlbuschi* kann deshalb nicht erfolgen. Der untere I_1 von *incisivum* ist sehr klein und hat eine kugelige Krone; ohne den Zahn gesehen zu haben, fällt es schwer, die Größenrelationen zu beurteilen. Wie in den Kap. 3.1.11 u. 3.2.11 schon angesprochen, liegen aus Sandelzhausen mehrere isolierte winzige I_1 oder auch dI_2 vor, die jedoch nicht alle systematisch eingeordnet werden können, da Vergleichsmaterial nicht ausreichend vorhanden ist. Die I_1 aus Sandelzhausen, bei denen es sich eventuell um *fahlbuschi* handeln könnte, sind jedoch nicht kugelig, sondern eher kegelförmig. Die labiale Seite der Krone ist etwas stärker konvex als die linguale; beide Seiten sind mit Schmelz bedeckt. Eine Längskante läuft von mesial nach distal über die gesamte unabgekaute Krone.

Der untere I_2 vom Höwenegg ist rubust mit rundlichem Querschnitt an der Kronenbasis sowie im Wurzelbereich; der Zahn war recht steil im Kiefer eingepflanzt mit gewölbter und von einer Schmelzschicht überzogenen Labialseite.

Die unteren I_2 von *fahlbuschi* lassen einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus erkennen: Die weiblichen Incisiven sind kürzer und schmaler als die männlichen. Ob es sich bei den Schädeln von *incisivum* in Höwenegg um männliche oder weibliche Individuen handelt, geht aus der Beschreibung HÜNERMANNS nicht hervor. Während die I_2 von *incisivum* ziemlich steil im Kiefer eingepflanzt waren (vgl. auch KAUP 1832, Taf. 10, Fig. 2) liegen die I_2 von *fahlbuschi* flacher im Kiefer (ca. 45° Winkel) und sind insgesamt auch nur sehr schwach von apikal nach terminal gekrümmt. Der Querschnitt durch die Kronenspitze von *fahlbuschi* ist dreieckig (mit scharfem Distolabialwinkel) und stark abgeflacht, durch die Kronenbasis tropfenförmig und im Wurzelbereich rundlich. Die labiale Unter-, sowie die distale Außenseite zeigen eine deutliche Schmelzschicht, die lingual fehlt. Die I_2 von *A. incisivum* besitzen einen rundlichen Querschnitt im Kronenbasis- und Wurzelbereich.

Obere Prämolaren: Der P^1 von *incisivum* besitzt ein schwaches Parastyl, welches jedoch bei *fahlbuschi* von basal bis okklusal als gleichbleibend starker Wulst erkennbar ist. Paraconus und Metaconus sind bei *incisivum* nicht voneinander unterscheidbar. Der Paraconus von *fahlbuschi* ist nur noch als ganz schwacher, flacher und breiter Wulst erkennbar, der etwas weiter zur Mitte der Außenwand gerückt ist; ein Metaconusrippe ist nie ausgebildet. *A. incisivum* zeigt eine schlanke Crista; an *fahlbuschi* ist nur ganz selten eine schmale kurze Crista am P^1 ausgebildet.

P^2 - P^4 sind bei *incisivum* molariform ausgebildet, bei *fahlbuschi* semimolariform (d. h. es kommt bei 50% der Zähne noch zur Bildung einer lingualen Brücke) bis molariform. Bei beiden Arten ist der P^2 über dem Metaloph, P^3 - P^4 über dem Protoloph am breitesten. Eine vordere Hypoconusfurche ist bei *incisivum* an den drei hinteren Prämolaren vorhanden; bei *fahlbuschi* fehlt sie an P^2 und P^3, am P^4 ist sie ganz selten ausgebildet und dann auch nur als schwache Eindellung erkennbar.

Die Protoconusfurchen fehlen bei *incisivum* am P^2, sind schwach entwickelt am P^3 und deutlich ausgeprägt am P^4, wobei jeweils die hintere Protoconusfurche tiefer und markanter vorhanden ist. Bei *fahlbuschi* sind am P^2 im Bereich der Protoconusfurchen nur noch selten schwache Eindellungen erkennbar; am P^3 sind beide Furchen zwar immer vorhanden, aber recht variabel in der Ausbildung, wobei die hintere meist V-förmig und markant, die vordere ganz schwach und flach erkennbar ist. Am P^4 sind die Protoconusfurchen ebenfalls immer vorhanden und reichen meist von basal bis zur halben Zahnhöhe; die hintere ist tief, die vordere flach.

Der Metaloph ist am P^2 von *incisivum* kürzer als der Protoloph, an P^{3-4} sind beide Lophe gleich lang. *P. fahlbuschi* zeigt an allen drei hinteren Prämolaren gleich lange Lophe.

	Plesiaceratherium fahlbuschi	*Aceratherium incisivum*
Stratigraphische Verbreitung	MN 5 – MN 6	MN 9 – MN 13
Hornausbildung	hornlos	hornlos
Obere I^1	vorhanden	vorhanden, aber schwach
Untere I_2	schwach gekrümmt und stark abgeflacht	stark gekrümmt mit rundlichem Querschnitt im Kronenbasis- und Wurzelbereich
Ausbildung des Hypoconus (obere Prämolaren)	genauso lang wie der Protoconus	der Hypoconus ist am P^2 kürzer als der Protoconus, an P^3 und P^4 sind beide Joche gleich lang
Sekundärelemente (obere Prämolaren)	Verschmelzung von Crochet und Crista an P^2 – P^4	Verschmelzung von Crochet und Crista nur an P^3 und P^4

Tab. 104: Unterscheidungskriterien und Gemeinsamkeiten von *Plesiaceratherium fahlbuschi* und *Aceratherim incisivum*.

Während *incisivum* eine Verschmelzung von Crochet und Crista nur an den letzten beiden Prämolaren zeigt, ist eine solche Verschmelzung bei *fahlbuschi* an P^{2-4} zu beobachten.

Anteriores, linguales und posteriores Cingulum bilden bei *incisivum* nur am P^2 eine durchgehende Cingulum-Leiste, am P^3 und P^4 ist das Cingulum lingual unterbrochen. *P. fahlbuschi* zeigt an allen drei hinteren Prämolaren eine durchgehende, von posteriorem, anteriorem und lingualem Cingulum gebildete Leiste.

Obere Molaren: Metaloph und Protoloph sind bei *incisivum* wie auch bei *fahlbuschi* an den beiden vorderen Molaren gleich lang ausgebildet. Auch das Crochet ist bei beiden Arten einfach gefaltet und stark entwickelt, die Protoconusfurchen – besonders die hintere – tief und markant erkennbar. Die Hypoconusfurche ist bei *incisivum* wie auch bei *fahlbuschi* variabel in der Ausbildung. Durch die Furchenbildung tritt das Antecrochet deutlich abgeschnürt hervor. Das linguale Cingulum ist bei *incisivum* auf einen winzigen Riegel im Ausgang des Medisinus beschränkt, bei *fahlbuschi* ist es variabler: meist als deutlicher Riegel, der als Saum etwas oberhalb der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus noch ein Stück weiter ziehen kann oder auch als deutliche Leiste, die vom Medisinus aus oberhalb der Basis um den Protoconus herumzieht und direkt in das anteriore Cingulum übergeht. Der letzte obere Molar zeigt bei *incisivum* ein Crochet und eine Crista; bei *fahlbuschi* ist ein Crochet an allen M^3 vorhanden und springt als einfach gefalteter Sporn in den Medisinus vor; eine Crista ist bei der Mehrzahl der Zähne nicht ausgebildet und tritt nur als kleiner, kurzer Sporn hervor. Bis etwa zur Hälfte der posterioren Zahnseite ist bei *incisivum* eine Cingulum-Leiste ausgebildet; diese ist bei *fahlbuschi* besonders stark und markant: Bei den meisten Zähnen erstreckt sich das posteriore Cingulum von lingual bis etwa auf $^1/_3$ der posterioren Zahnseite und ist als markanter Saum ungefähr 0,5 cm oberhalb der Basis ausgebildet, der in einem starken Knoten endet.

Untere Backenzähne: Es konnte nur der erste Prämolar von *incisivum* kurz beschrieben werden, da die übrigen Backenzähne an den Schädeln der beiden Skelette in vielen Bruchstücken vorliegen, die keine morphologischen Besonderheiten zeigen.

Der P_1 ist niedrig und schmal und wurde wahrscheinlich nicht in die Kaufunktion einbezogen. An der Krone ist der längs verlaufende Grat nach lingual umgebogen; die Autorin vermutet, daß es sich nach dieser Beschreibung um eine rudimentäre Talonidgrube handelt.

Schlußfolgerung: *Plesiaceratherium fahlbuschi* und *Aceratherium incisivum* sind hornlose Aceratherini, die eine unterschiedliche stratigraphische Verbreitung besitzen und sich im Backenzahngebiß in den morphologischen Merkmalen ähneln; im Incisivengebiß bestehen jedoch Unterschiede. Anhand der Längen- und Breitenwerte der Backenzähne (Abb. 83-86) wird deutlich, daß *Aceratherium incisivum* größere M^2, M^1 und P^2 besitzt als *Plesiaceratherium fahlbuschi*; die Werte von *incisivum* sind kleiner als die von *tetradactylum*. Die P^4 und P^3 Werte von *incisivum* sind kleiner bzw. liegen im Wertebereich von *fahlbuschi*. Die Statur von *Plesiaceratherium fahlbuschi* und *Aceratherium incisivum* ist in etwa vergleichbar (Abb. 88); *fahlbuschi* besaß eine etwas längere Schnauze und längere Extremitäten. Das postcraniale Skelett wurde von der Autorin jedoch nicht untersucht.

Alicornops simorrensis (LARTET, 1848)

Historischer Überblick: LARTET (1848), der die mittelmiozänen Fundorte in der Region von Sansan (Gers) entdeckte, stellt die Art *Rhinoceros simorrensis* anhand von Material aus Simorre und Villefranche-d'Astarac auf; er war der Meinung, daß diese Art nicht in Sansan existiere. Aufgrund dieser Aussage hat OSBORN (1900) der Gattung *Ceratorhinus* (Syn. *Dicerorhinus*) den kleinen Rhinocerotiden aus Sansan (*Rh. sansaniensis*) zugeteilt und glaubte an eine Verbindung zwischen diesem und der kleinen Art aus Simorre, die er derselben Gattung zuschrieb. GINSBURG (1974) konnte diesen Fehler aufdecken, nachdem im Material von Sansan Stücke gefunden wurden, die unzweifelhaft zur Art *simorrensis* gehörten. HOOIJER (1966) verknüpft die Art *simorrensis* mit der Gattung *Aceratherium*. Eine besondere Position hatte *simorrensis*, als die Art innerhalb der Aceratheriinae mit Vorbehalt zur Gattung *Dromoceratherium* CRUSAFONT & VILLALTA (GINSBURG 1974) gestellt wurde.

HEISSIG (1969: 90) stellt die Art *simorrensis* zur Gattung *Aceratherium* und definiert die neue Unter-Gattung *Mesaceratherium*. HEISSIG (1976: 72ff.) bemerkt, daß *Mesaceratherium* zunächst als Untergattung von *Aceratherium* für oligozäne und untermiozäne Formen aufgestellt wurde, da die höher entwikkelte Molarisierung der oberen Prämolaren eine Ableitung der typischen Aceratherien des höheren Miozäns von den oligozänen Formen verbot. Inzwischen bekannt gewordene Schädelreste zeigen weitere Abweichungen (SPILLMANN 1969, Taf. 16-19). HEISSIG (1976) erscheint eine subgenerische Abtrennung nicht mehr genügend, da genauere Untersuchungen der jüngeren Aceratherien auch Unterschiede im Bau der Unterkiefersymphyse ergeben haben; der Autor stellt deshalb die Art *simorrensis* zur Gattung *Mesaceratherium*.

GINSBURG & GUERIN (1979) befassen sich mit dem Ursprung und der stratigraphischen Verbreitung des kleinen miozänen Rhinocerotiden *Aceratherium (Alicornops) simorrensis*, der zuerst von LARTET als *Rhinoceros simorrensis* aus dem Mittel-Miozän von Simorre (Gers, Frankreich) beschrieben, dann der Gattung *Dicerorhinus* zugeteilt und schließlich als ein Vertreter der Gattung *Aceratherium* anerkannt wurde. GINSBURG & GUERIN (1979) definieren für die Art *simorrensis* die neue Untergattung *Alicornops;* sie ist in Europa bekannt seit dem Orleanium (MN 3) bis zum oberen Vallesium (MN 10).

GUERIN (1980) gibt einen ausführlichen historischen Überblick zu *Aceratherium (Alicornops) simorrensis*, beschreibt die Odontologie, diskutiert die systematische Stellung der Art und bildet den Holotypus (Schädel aus Simorre) ab (Taf. 7). Durch GUERIN (1989: 6) wird die von ihm 1980 als Unter-Gattung definierte Form *Alicornops* nun als Gattung bezeichnet, da sie sich von *Aceratherium* durch die kleinere Statur unterscheidet. Auch HEISSIG (1989: 407, 408) erwähnt den Rhinocerotiden *Alicornops* als Gattung. HEISSIG (1996) bemerkt, daß sich „*Aceratherium*" *bavaricum* STROMER, 1902 leicht mit der bekannten Art *Alicornops simorrensis* gleichsetzen läßt, wobei

jedoch fraglich ist, ob es sich nicht um das nahestehende *Alicornops alfambrensis* (CERDEÑO & ALCALA, 1989) handelt, da sich letztere Form nur durch kürzere Extremitäten unterscheidet. WANG (1928: 200ff.) hat bereits eine mögliche Synonymisierung von „*Aceratherium*" *bavaricum* mit der Art *simorrensis* angedeutet.

CERDEÑO (1997) weist daraufhin, daß *Alicornops* als Unter-Gattung von *Aceratherium* definiert wurde (GINSBURG & GUERIN 1979) und später Gattungs-Rang annahm (GUERIN 1989, HEISSIG 1989). Nach CERDEÑO (1997) könnte die Revision der Art *simorrensis* an vallesischem Material außerhalb von Spanien (Montredon, Lyon Croix-Rousse, Saint Jean de Bournay, Soblay; Frankreich) dazu führen, daß *simorrensis* tatsächlich zu *Alicornops alfambrensis* gehört wie die Autorin schon vorgeschlagen hat (CERDEÑO & ALCALA 1989: 51). In Spanien ist *simorrensis* an verschiedenen untervallesischen Orten präsent und zeigt gewisse Unterschiede in Bezug zu dem Material des Aragoniums (ALBERDI et al. 1981; CERDEÑO, 1989, 1992). Laut CERDEÑO ersetzt *alfambrensis* die Art *simorrensis* im oberen Vallesium; in anderen Teilen von West-Europa kommt es ebenfalls zu diesem „Ersatz". Unterschiede zwischen der Zahnmorphologie von *Alicornops simorrensis* und *Aceratherium incisivum* sind schwer erkennbar. CERDEÑO ist der Meinung, daß der „Ersatz" von *A. simorrensis* durch *A. alfambrensis* nicht nur in Spanien stattfindet, sondern auch in Frankreich und Deutschland festgestellt werden kann. Die Art *alfambrensis* stammt eventuell von untervallesischen Populationen der Art *simorrensis* ab. Die Anwesenheit von *A. alfambrensis* in Dorn-Dürkheim erweitert nach CERDEÑO die zeitliche Verbreitung dieser Art vom oberen Vallesium bis ins untere Turolium.

Diskussion: Nach der erweiterten Diagnose von HEISSIG (1976: 72ff.) handelt es sich bei der Art *simorrensis* um ein *Aceratherium* mit schmalem Schädel, aber breitem Hinterhaupt. Der obere I^1 ist persistent und groß, der untere I_2 sehr stark gebogen und steil eingepflanzt. Die oberen Backenzähne sind brachydont, die Prämolaren wurden früh molarisiert; das Außencingulum liegt nur etwas oberhalb der Basis. Die Nasalia zeigen meist einen kleinen terminalen Hornstuhl. HEISSIG (1976: 73) gibt auch eine Synonymie-Liste für die Art *simorrensis* an. Er weist daraufhin, daß die Art innerhalb der Rhinocerotidae oft falsch eingeschätzt wurde und z. B. den mächtigen und stark gekrümmten I_2 zu wenig Bedeutung beigemessen wurde. Nach Meinung des Autors kann die Art innerhalb der Aceratherini wegen der gut entwickelten I^1 nicht der Gruppe um *Aceratherium* zugeordnet werden.

Nach Ansicht von GINSBURG & GUERIN (1979) ist die Zuweisung von *simorrensis* zur Gattung *Dromoceratherium* nicht möglich, da sich *Dromoceratherium* durch eine Mischung von primitiven Merkmalen (tetradactyle Hand) und weiterentwickelten Merkmalen (schlanke, hohe Knochen, Autopodium von tapiroider Gestalt) auszeichnet, die *simorrensis* nicht zeigt. Nach der Beschreibung von GINSBURG & GUÉRIN (1979) sind die oberen Prämolaren von *simorrensis* im Durchschnitt etwas hochkroniger als die von *tetradactylum* und *incisivum*; der P^2 hat einen konvexen Ectoloph, ein Crochet ist fast immer vorhanden, eine Crista kann ausgebildet sein oder fehlen, die Medifossette ist selten geschlossen und ein Antecrochet fehlt immer. An P^3 und P^4 ist ein Crochet fast immer vorhanden, eine Crista häufig, das Antecrochet fehlt, die Schnürung am Protoconus ist sehr variabel, ein linguales Cingulum ist meist vorhanden, ein labiales gelegentlich. Alle Molaren von *simorrensis* haben ein Crochet, eine Crista ist selten vorhanden, das Antecrochet fehlt und die Medifossette ist nur sehr selten geschlossen.

GINSBURG & GUÉRIN (1979) stellen die neue Unter-Gattung *Alicornops* auf, teilen sie der Typus-Art *Rh. simorrensis* zu und schlagen folgende Diagnose vor: *Aceratherium* von kleiner Gestalt mit gut molarisierten oberen Prämolaren; ein Crochet ist fast immer entwickelt, eine Brücke zwischen Protoconus und Hypoconus fehlt immer. *Aceratherium (Alicornops) simorrensis* ist bekannt aus Sansan (MN 6), wo die Form nur rar repräsentiert ist, aus Simorre, aus Villefranche-d'Astarac und La Grive-St.-Alban (MN 7 und 8); man kennt sie auch von mehreren spanischen Fundorten sowie im unteren Vallesium von Höwenegg (MN 9) und dem oberen Vallesium von Montredon (MN 10) (GUÉRIN 1980). Außerhalb von Europa wurde eine sehr benachbarte oder vielleicht auch identische Form aus dem Vallesium der Siwaliks (Nagri) von GUÉRIN (1989) identifiziert. Auch HEISSIG (1976) beschreibt die Art *simorrensis* aus der Türkei, bildet Fundstücke ab (Taf. 4, Fig. 6-11) und ordnet sie der Gattung *Mesaceratherium* zu.

Die Schlußfolgerung von GINSBURG & GUERIN (1979) zeigt auf, daß die Art *simorrensis* ein *Aceratherium* ist, das gut durch seine Oberkieferbezahnung charakterisiert ist. Die Form wanderte in Europa zu Beginn des Orleaniums (MN 3) ein und tritt nie häufig auf, wurde aber an Orten von lakustrinem (Sansan), fluviatilem (Simorre) und karstigem (Wintershof-

	Plesiaceratherium fahlbuschi	*Alicornops simorrensis*
Stratigraphische Verbreitung	MN 5 - MN 6	MN 3 - MN 10
Hornausbildung	hornlos	die Nasalia zeigen meist einen kleinen terminalen Hornstuhl
Obere I^1	vorhanden	persistent und groß
Untere I_2	schwach gekrümmt und stark abgeflacht	sehr stark gebogen und steil eingepflanzt
Sekundärelemente (obere Prämolaren)	Verschmelzung von Crochet und Crista an P^2-P^4	Crochet und Crista meist vorhanden, aber nicht verschmolzen
Molarisierung der Prämolaren	vollständig	vollständig

Tab. 105: Unterscheidungskriterien und Gemeinsamkeiten von *Plesiaceratherium fahlbuschi* und *Alicornops simorrensis*.

West, La Grive) Milieu gefunden. Nach Ansicht der Autoren lebten die Tiere in kleinen Gruppen, ohne strikt in ein enges Biotop eingegliedert zu sein. Ihre brachydonte Bezahnung zeigt an, daß sie zarte Vegetation bevorzugt haben. Die Art verschwand im oberen Miozän, wo sie laut GINSBURG & GUERIN – wie viele andere Tiere auch – ohne Zweifel Opfer der anwachsenden Trockenheit wurde, die die Wälder stark zurückweichen ließ und somit die Versteppung begünstigte.

HEISSIG (1996) synonymisiert „*Aceratherium*" *bavaricum* mit *Alicornops simorrensis.*

Die Autorin ist der Meinung, daß es sich bei der Art *simorrensis* zwar eindeutig um einen Vertreter der Aceratherini handelt, die Art aber zur Gattung *Alicornops* – wie von GUERIN (1989) und HEISSIG (1989) vorgeschlagen – zu stellen ist und nicht in die Gattungen *Aceratherium* bzw. *Dromoceratherium* (nach GINSBURG & GUERIN, 1979) eingeordnet werden kann, da *simorrensis* starke obere und untere Incisiven besitzt und sich dadurch von den genannten Gattungen unterscheidet. Wie von GINSBURG & GUERIN (1979) erwähnt, bestehen auch im postcranialen Skelett Unterschiede zwischen *Plesiaceratherium fahlbuschi* und *Alicornops simorrensis*, welche die Autorin jedoch nicht untersucht hat.

Beim Vergleich von Zahnmaterial aus Sansan von *simorrensis* [P^2 sin, Sansan Ss 109; P^3 sin, Sansan Ss 108 (108 und 109 zusammengehörig); M^2 dex, Sansan Ss 106; M^1 dex, Sansan Ss 107 (gehört zu Ss 106)] mit Zähnen von *fahlbuschi* aus Sandelzhausen zeigt sich, daß der P^2 aus Sansan noch mit den metrischen Merkmalen von *fahlbuschi* übereinstimmt, der P^3 aus Sansan jedoch etwas größer, M^2 und M^1 aus Sansan deutlich größer als die vergleichbaren Stücke von *fahlbuschi* aus Sandelzhausen sind (Abb. 83-86).

Die metrischen Zahnmerkmale von *Alicornops simorrensis* aus Steinheim stimmen zwar gut mit den metrischen Merkmalen von *fahlbuschi* aus Sandelzhausen überein (Abb. 83-86), es bestehen jedoch bedeutende Unterschiede im Knochenbau der beiden Arten. Die Zähne von *simorrensis* aus Steinheim sind deutlich kleiner als die von *simorrensis* aus Sansan. Die metrischen Zahnmerkmale von *Alicornops simorrensis* aus Simorre ähneln denen von *fahlbuschi*, sind teilweise kleiner als die aus Steinheim und sehr viel kleiner als die aus Sansan.

Abschließend kann zum Kapitel *Plesiaceratherium fahlbuschi* gesagt werden, daß innerhalb der Aceratherini die Molarisierung der oberen Prämolaren einer so starken Variabilität unterliegt, daß nur Populationen miteinander verglichen werden können, die jedoch nur aus Sandelzhausen und nicht von anderen europäischen Fundstellen vorliegen.

Bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* treten keine Modernisierungen an den oberen Backenzähnen auf wie z. B. eine beginnende Reduktion des Innencingulums der oberen Prämolaren bei *Aceratherium* s.str. Das hohe Innencingulum von *fahlbuschi*, das bei den oberen Prämolaren in sehr gleichmäßiger Höhe vorhanden ist (Tab. 68), ist ein primitives Merkmal; nur die Molarisierung der oberen Prämolaren ist relativ weit fortgeschritten und somit moderner. Auch bei den unteren Backenzähnen verhält sich *fahlbuschi* primitiv, da eine Reduktion des P_2 nicht feststellbar ist. Die primitiven *Aceratherium*-Formen (z. B. *mirallesi* und *fahlbuschi*) bilden eine geschlossene Gruppe und behalten als einzige ihre oberen I^1. Auch sonst zeigen die beiden Arten keine Tendenzen zur Modernisierung, wohingegen *tetradactylum* und *incisivum* moderner sind.

3.2.15 Auswertung der Diagramme der Vergleichsfundstellen (Abb. 83-86)

Bei den Vergleichsarten von *Plesiaceratherium fahlbuschi* besteht das Problem darin, daß pro Zahnposition Werte von unterschiedlichen Fundstellen vorliegen. Es können deshalb nur die Werte von M^{2-1} sowie die Werte der oberen Prämolaren untereinander und die M_{3-1} sowie die unteren Prämolaren miteinander verglichen werden, da für Molaren und Prämolaren unterschiedliche Symbole und Diagramme verwendet wurden. Insgesamt schließen sich die Werte der Vergleichsfundstellen recht eng an die von *Plesiaceratherium fahlbuschi* aus Sandelzhausen an.

M^{2-1}: Wie erwartet liegen die M^2-Werte der größeren Arten *Aceratherium incisivum* (Höwenegg), *Plesiaceratherium mirallesi* (Montreal), *Hoploaceratherium tetradactylum* (Sansan) sowie *Alicornops simorrensis* (Sansan) deutlich außerhalb des Wertebereiches von Sandelzhausen. Die kleinen Arten *Plesiaceratherium platyodon* und *Alicornops simorrensis* aus Simorre und Steinheim zeigen die kleinsten Werte. Bei M^1 sind die Arten *tetradactylum* und *mirallesi* enger mit den Sandelzhausener Werten verknüpft. Die Arten *lumiarense* (Beaugency) und *fahlbuschi* (La Romieu) zeigen die gleichen Längen- aber größere Breitenwerte.

P^{4-1}: Bei den oberen Prämolaren liegen nur die Werte von *Hoploaceratherium tetradactylum* deutlich von den übrigen getrennt. Die P^4-, P^3- und P^1-Werte von *Aceratherium incisivum* sind kleiner als die von Sandelzhausen und heben sich nur bei P^2 von den Sandelzhausener Werten ab. Die Arten *simorrensis* (Steinheim), *lumiarense* (Beaugency), *fahlbuschi* (La Romieu) liegen im Wertebereich von *fahlbuschi* aus Sandelzhausen. *Alicornops simorrensis* (Steinheim) bildet mit *fahlbuschi* aus Sandelzhausen bei den P^2 und P^1 die kleinsten Werte.

M_{3-1}: Auch bei den unteren Molaren zeigen *Hoploaceratherium tetradactylum* und *Plesiaceratherium mirallesi* die größten und *Alicornops simorrensis* aus Steinheim und Simorre die kleinsten Werte. Die Art *lumiarense* aus Beaugency hat größere M_3 als *fahlbuschi* aus Sandelzhausen, zeigt aber denselben Variationsbereich bezüglich der Längenwerte; *fahlbuschi* aus La Romieu schließt sich eng an die Werte der unteren Molaren von *fahlbuschi* aus Sandelzhausen an.

P_{4-2}: Bei den unteren Prämolaren zeigt sich ungefähr die gleiche Werteverteilung wie bei den unteren Molaren. Die Werte von *fahlbuschi* aus Friedberg liegen etwas außerhalb bei denen von *tetradactylum* und *mirallesi*. Die Art *simorrensis* aus Steinheim zeigt erwartungsgemäß die kleinsten Werte; die Arten *fahlbuschi* aus La Romieu und *lumiarense* aus Beaugency passen sich eng an die Werte von Sandelzhausen an.

Bei den Vergleichsarten von *Plesiaceratherium fahlbuschi* bietet sich insgesamt ein konstanteres Bild als bei denen von

Prosantorhinus germanicus. Die großen Arten *Hoploaceratherium tetradactylum*, *Aceratherium incisivum* und *Plesiaceratherium mirallesi* haben auf allen Zahnpositionen die größten Zähne, die Arten *Alicornops simorrensis* aus Steinheim zeigt immer die kleinsten Werte und die metrischen Merkmale von *fahlbuschi* und *lumiarense* aus Frankreich schließen sich eng an die von Sandelzhausen an. Die Art *fahlbuschi* aus La Romieu und *lumiarense* aus Beaugency zeigen auch mit *fahlbuschi* aus Sandelzhausen vergleichbare morphologische Merkmale, *lumiarense* ist jedoch die größte der drei Arten. Es handelt sich also um zwei verschiedene Lokalrassen, die sich nur geringfügig in den metrischen Merkmalen unterscheiden und in den morphologischen Merkmalen weitgehend übereinstimmen.

Die Variabilität der Zähne von *Plesiaceratherium fahlbuschi* aus Sandelzhausen ist insgesamt geringer als die von *Prosantorhinus germanicus*; besonders die oberen Incisiven sind metrisch sehr einheitlich. Die größte Variabilität ist an den unteren P_1 in Bezug auf die metrischen Merkmale zu beobachten.

3.3 *LARTETOTHERIUM SANSANIENSE* (LARTET, 1848)

3.3.1 Allgemeiner Überblick zur Gattung *Lartetotherium* GINSBURG, 1974

Unterfamilie: Rhinocerotinae GRAY, 1821.

Tribus: Rhinocerotini GRAY, 1821.

Typus-Art: *Lartetotherium sansaniense* (LARTET, 1848).

Stratigraphische Verbreitung: oberes Orleanium bis unteres Vallesium (MN 4 - MN 9).

Geographische Verbreitung: W-Europa (Spanien, Frankreich), Mittel-Europa (Deutschland, Tschechische Republik, Ungarn), SE-Europa (Serbien ?); Türkei.

Original-Diagnose: GINSBURG 1974: 597ff.

Zahnformel: $\frac{1?03}{1-2?03}$ (juvenil) $\frac{2?043}{2043}$ (adult)

3.3.2 Allgemeiner Überblick zur Art *Lartetotherium sansaniense* (LARTET, 1848)

Synonymie:

? 1834 ohne Bestimmung – H.v. MEYER: 63, 69, 72, Taf. 3, Fig. 23 a-c, Taf. 4, Fig. 29 a, b.
1848 *Rhinoceros sansaniensis* – LARTET: 100.
1851 *Rhinoceros sansaniensis* – LARTET: 29.
1853 *Rhinoceros Sansaniensis* – DUVERNOY: 4ff.
1855 *Rhinoceros Sansaniensis* – DUVERNOY: 7, 31ff., Taf. 1, Fig. 1a.
? 1870 *Rhinoceros Sansaniensis* LARTET – FRAAS: 16ff., Taf. 3, Fig. 2, 4, 9.
1870 *Rhinoceros sansaniensis* LARTET partim – PETERS: 31ff., Taf. 1, Fig. 1-4, Taf. 2, Fig. 1-5, Taf. 3, Fig. 1, 2.
1891 *Rhinoceros sansaniensis* (LARTET) – FILHOL: 194; Taf. 13, 14.
v 1893 *Aceratherium incisivum* KAUP – HOFMANN: 53ff., Taf. 10, Fig. 3, 5.
1898 *Rhinoceros sansaniensis* LARTET – ROGER: 21, 49.
? 1900 *Rhinoceros sansaniensis* LARTET – ROGER: 49ff., Taf. 1, Fig. 1, 2.
1900 *Rhinoceros sansaniensis* – OSBORN: 256ff., Abb. 13A, 14A.
1902 *Ceratorhinus sansaniensis* LARTET – ROGER: 25.
1914 *Ceratorhinus Sansaniensis* LARTET; *Ceratorhinus*, aff. *Sansaniensis* LARTET – HERNANDEZ-PACHECO: 453.
1929 *Dicerorhinus germanicus* nov. spec. partim – WANG: 4, Taf. 2, Fig. 5.
1953 *Ceratorhinus sansaniensis* – BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI & CROUZEL: 16.
1957 *Ceratorhinus sansaniensis* – CROUZEL: 100.
? 1970 *Dicerorhinus sansaniensis - germanicus* Gruppe partim – MOTTL: 85, 89, 98, 102.
? 1970 *Aceratherium tetradactylum* (LARTET) partim – MOTTL: 108.
1972 *Didermocerus sansaniensis* (LARTET 1848) – HEISSIG: 70ff.
1973 *Didermocerus sansaniensis* (LARTET) – HEIZMANN: 5, 85.
1974 *Lartetotherium sansaniensis* (LARTET), genre nouveau – GINSBURG: 597ff., Abb. 3.
1979 *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* – GINSBURG & ANTUNES: 494.
? 1980 *Dicerorhinus (Lartetotherium)* cf. *sansaniensis* (LARTET) – HEIZMANN, GINSBURG & BULOT: 7.
v 1980 *Dicerorhinus (Dicerorhinus) sansaniensis* (LARTET, 1851) – GUERIN: 201, 218, 224, 227, 230, 237, 238, 240, 246, 363, 371, 378, 388, 396, 1049, 1054, 1055, 1058, Taf. 5, 6 (Holotyp), Taf. 8, Fig. C; Taf. 9, Fig. C.
? 1983 *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* (LARTET 1851) – ANTUNES & GINSBURG: 20, 35, 44, 45, 47, 48, 86, Taf. 7, Fig. 10-21, Taf. 8, Fig. 2.
1984 *Lartetotherium sansaniensis* – GINSBURG & BULOT: 353, 362ff., Taf. 6, Fig. 1-5.
v 1984 *Didermocerus sansaniensis* – HEISSIG: 65ff., Abb. 141, 153, 165.
1986 *Lartetotherium sansaniensis* – CERDEÑO: 197ff.
1989 *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* – PROTHERO & SCHOCH: 332.
1995 *Lartetotherium sansaniense* (LARTET, 1851) – CERDEÑO & NIETO: 326ff.
1996 *Larte totherium* cf. *sansaniense* – CERDEÑO: 193ff., Taf. 1, fig. 1-4.

Holotypus: männlicher Schädel aus Sansan, abgebildet von FILHOL (1891: Taf. 13 und 14); das Stück befindet sich in Paris (MNHN Sa 6478).

Locus typicus: Sansan (Gers, Frankreich).

Stratum typicum: mittelmiozäne Süßwasserkalke und Mergel, MN 6.

Stratigraphische Verbreitung: oberes Orleanium bis unteres Vallesium (MN 4 - MN 9).

Geographische Verbreitung: W-Europa (Spanien, Frankreich), Mitteleuropa (Deutschland), SE-Europa (Tschechische Republik, Serbien ?); Türkei.

Derivatio nominis: nach der südfranzösischen Ortschaft Sansan.

Original-Diagnose: LARTET 1848: 100.

Diagnose (Neufassung): HEISSIG 1972: 71.

3.3.3 Historischer Überblick zu *Lartetotherium sansaniense* (LARTET, 1848)

LARTET (1848) stellt in dem naturwissenschaftlichen Wörterbuch von D'ORBIGNY kurz seine neue Art *Rhinoceros Sansaniensis* vor. LARTET (1851) erwähnt nur kurz die Art *Rhinoceros Sansaniensis* aus Sansan, die seiner Meinung nach mit Sicherheit ein Horn, eventuell zwei Hörner besaß und kleiner war als *Rhinoceros tetradactylus*.

In seinen Studien über die fossilen Nashörner geht DUVERNOY (1853) auf *Rhinoceros Sansaniensis* im Rahmen von Vergleichen und Zitaten früherer Autoren, z. B. LARTET und LAURILLARD, ein. Er weist daraufhin, daß sich mehrere Schädel und Skelett-Teile in der Sammlung von LARTET befinden und weitere Stücke bei den Grabungen 1851/1852 in Sansan unter der Leitung von M. LAURILLARD gefunden wurden. Des Weiteren erwähnt DUVERNOY (1855) die Art *Rhinoceros Sansaniensis* im Vergleich mit anderen miozänen Nashörnern: z. B. werden die Schädel und Zähne von *tetradactylum* und *sansaniensis* gegenübergestellt.

FRAAS (1870) widmet sich eingehend der in Steinheim zahlreich vorkommenden Art *Rhinoceros Sansaniensis* und beschreibt die einzelnen Zahnpositionen. PETERS (1870) beschreibt und vergleicht den in Eibiswald gefundenen Schädel ausführlich mit dem Exemplar aus Sansan und ist der Meinung, daß beide Exemplare gut übereinstimmen. Auch PETERS konnte die Existenz eines zweiten Hornes nicht beweisen.

FILHOL (1891) bemerkt, daß sich die Art *sansaniensis* von allen anderen fossilen Rhinocerotiden unterscheidet; sie ist charakterisiert durch die Kürze und Höhe des Schädels, der eventuell ein zweites Horn trug. Die Art wurde von LARTET anhand eines Schädels aus Sansan aufgestellt; FILHOL bildet den Holotypus ab.

HOFMANN (1893) beschreibt in seinem Werk über die Fauna von Göriach auch die Rhinocerotiden dieser Gegend, ist sich jedoch oft nicht sicher, zu welcher Art die Einzelzähne zu stellen sind. Er vergleicht seine Stücke mit weiteren in der Literatur abgebildeten Zähnen und macht den Versuch einer Bestimmung.

Die Art *Rh. sansaniensis* ist nach Meinung von ROGER (1898) durch Abbildungen und Beschreibungen von DUVERNOY, PETERS, GERVAIS und FILHOL schon genügend bekannt. ROGER (1900: Taf. 1, Fig. 1) bildet schematische Skizzen eines Unterkiefers mit laktealen Incisiven sowie eines adulten Unterkiefers mit I_1 und I_2 (Taf. 1, Fig. 2) von *Rhinoceros sansaniensis* ab. Die Originalstücke befinden sich in Stuttgart (SMNS).

OSBORN (1900) beschreibt den Typusschädel von *R. sansaniensis* der Collection LARTET aus Sansan als den eines männlichen Tieres wegen der gut entwickelten Hörner; der Schädel ist verdrückt und das Tier von kleiner Statur. HERNANDEZ-PACHECO (1914) erwähnt im Rahmen seiner Arbeit über die terrestrischen miozänen Vertebraten der Iberischen Halbinsel auch die Art *Ceratorhinus Sansaniensis*, ohne näher darauf einzugehen. WANG (1929) beschreibt die Rhinocerotiden des Wiener Beckens und geht auch auf die Unterfamilie Dicerotes WUST ein, zu der seiner Meinung nach die Arten *sansaniensis, schleiermacheri und germanicus* gehören. MOTTL (1970) erwähnt eine *Dicerorhinus sansaniensis-germanicus*-Gruppe, geht jedoch nicht näher auf diese Arten ein; da auch keine Abbildungen gezeigt werden, ist fraglich, um was es sich genau handelt.

HEISSIG (1972) beschreibt ausführlich die bis dahin vorliegenden Funde von *Didermocerus sansaniensis* aus Sandelzhausen, geht auf Schädel und Bezahnung ein und diskutiert die Stellung der Art innerhalb der Rhinocerotini. HEIZMANN (1973) übernimmt in seiner Arbeit über die Wirbeltiere des Steinheimer Beckens die Faunenliste von FRAAS (1870), die auch die Art *Didermocerus sansaniensis* enthält, geht aber nicht weiter auf diese Art ein. GINSBURG (1974) überarbeitet die Relikte der vier in Sansan vorkommenden Rhinocerotiden-Gattungen. Er bemerkt, daß FILHOL (1891) den Holotyp von *sansaniense* mit dem Sumatra-Nashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*) verglich und die Art *sansaniense* bis zur Revision von GINSBURG zur Gattung *Dicerorhinus* gestellt wurde. GINSBURG führt die Gemeinsamkeiten und strukturellen Unterschiede beider Arten auf und bemerkt, daß der Schädel aus Sansan viel kürzer ist als bei der verwandten asiatischen Form. Er trennt deshalb die Art *sansaniense* von der Gattung *Dicerorhinus* ab und stellt die neue Gattung *Lartetotherium* mit *sansaniense* als Typusart auf. Im Mittel- und Ober-Miozän von Lissabon kommt *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* nach Meinung von GINSBURG & ANTUNES (1979) nur sehr selten vor. Die oberen Prämolaren von *sansaniensis* in Spanien unterscheiden sich kaum von den Typus-Stücken aus Sansan.

GUÉRIN (1980) beschreibt eingehend die morphologischen Merkmale im Zahnbau von *Dicerorhinus (Dicerorhinus) sansaniensis*, geht auf ältere Literatur ein, befaßt sich mit der geographischen und stratigraphischen Verbreitung der Art, äußert sich zu den Vergleichsarten *Dicerorhinus (Dicerorhinus) schleiermacheri* und *Dicerorhinus (Dicerorhinus) steinheimensis* und zieht Schlußfolgerungen aus seinen Vergleichen.

HEIZMANN, GINSBURG & BULOT (1980) erwähnen in ihrer Faunenliste der Fundstelle Baigneaux-en-Beauce auch *Dicerorhinus (Lartetotherium)* cf. *sansaniensis* (LARTET), gehen aber nicht weiter darauf ein. ANTUNES & GINSBURG (1983) beschreiben im Rahmen ihrer Publikation über die miozänen Rhinocerotiden von Lissabon auch *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis*, gehen auf charakteristische Merkmale der Art sowie die stratigraphische Verbreitung ein, ziehen Vergleiche mit anderen Arten und bilden einige Zähne von verschiedenen portugiesischen Fundstellen ab. GINSBURG & BULOT (1984) befassen sich mit den vier Rhinocerotiden-Gattungen von Bézian à la Romieu, beschreiben die adulte und lakteale Ober- und Unterkiefer-Bezahnung von der an dieser Fundstelle selten vorkommenden Art *Lartetotherium sansaniensis*, vergleichen die Form mit anderen Arten und bilden einige Zähne von *sansaniensis* ab.

Didermocerus sansaniensis wird von HEISSIG (1984) als Rhinocerotide innerhalb der OSM erwähnt, die Bestimmungsmöglichkeiten der Zahnrelikte sowie das Auftreten der Art aufgeführt; Gedanken zur Ökologie und die Abbildungen von mehreren Zähnen der Art aus Sandelzhausen runden die Beschreibung ab.

Nach PROTHERO & SCHOCH (1989) ist die *Dicerorhinus*-Gruppe im europäischen Miozän eine wichtige Linie der Rhinocerotini, die eventuell von der wenig bekannten Art „*Ceratorhinus*" *tagicus* Roman abstammen könnte. Die erste unzweifelhafte *Dicerorhinus*-Art ist nach Meinung der Autoren das mittelgroße, brachydonte *D. (Lartetotherium) sansaniensis* aus dem Orleanium. Diese Art war hauptsächlich im Astaracium von W-Europa und der Türkei verbreitet und überlebte bis ins frühe Vallesium.

Diskussion: Im Rahmen seiner Arbeit über die Fossilien von Georgensgmünd beschreibt H. v. MEYER (1834) zwar einige Zähne von verschiedenen Rhinoceros-Arten und erwähnt auch *Rhinoceros Schleiermacheri*, eine genaue Bestimmung bleibt jedoch offen. Bei den von ihm abgebildeten Zähnen (Taf. 3, Fig. 23a-c; Taf. 4, Fig. 29a, b) könnte es sich um Zähne der Gattung *Lartetotherium* handeln: der untere I_2 ist den unteren Incisiven von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen morphologisch recht ähnlich; das Exemplar aus Georgensgmünd ist zwar etwas größer, zeigt aber dieselbe kurze Krone und ebenso eine Verdickung im Wurzelbereich unterhalb der Krone; der Zahn läuft jedoch terminal breit-gerundet aus, wohingegen die Sandelzhausener I_2 terminal spitz zulaufen. Auch der untere P_1 aus Georgensgmünd ist den Exemplaren aus Sandelzhausen in der Kronenmorphologie sehr ähnlich, hat jedoch an der Labialseite nur eine Wurzel mit einer flachen, rundlichen Längsrinne im Gegensatz zu dem Sandelzhausener Zahn mit zwei deutlichen Wurzeln.

DUVERNOY (1853, 1855) bemerkt, daß das Innencingulum an den oberen und unteren Molaren bei *Rhinoceros Sansaniensis* fehlt, und daß im Unterkiefer kleine I_1 vorhanden sind. Die Autorin stimmt der Meinung von DUVERNOY bezüglich des fehlenden Innencingulums an den oberen Molaren zu. Von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen sind ebenfalls kleine I_1 belegt; es liegen jedoch nur drei isolierte Zähne vor.

Ob es sich bei den von FRAAS (1870) abgebildeten Prämolaren (Taf. 3, Fig. 2, 4) tatsächlich um die Art *Lartetotherium sansaniense* handelt, ist fraglich, da die Zähne ein deutliches Außencingulum zeigen, das der Art in Sandelzhausen fehlt. Da die Autorin die Stücke nicht im Original gesehen hat, ist eine genaue Zuordnung, nur anhand der Abbildungen, nicht möglich. Bei den von FRAAS (Taf. 2, Fig. 9) abgebildeten Molaren könnte es sich eher um die Art *Lartetotherium sansaniense* handeln, da der M^2 kein, der M^3 nur ein kleines Innencingulum zeigt; *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen zeigt jedoch keinerlei Innencingula an den oberen Molaren.

Es ist fraglich, ob es sich bei den von PETERS (1870) gezeichneten Stücken (Taf. 1, Fig. 1-4) um die Art *Lartetotherium sansaniense* handelt, da morphologische Details an den Zähnen nicht erkennbar sind. Auch die in Taf. 1, Abb. 3 gezeigten I^1 unterscheiden sich in den metrischen und morphologischen Merkmalen von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen; die Incisiven (I^2 ?) auf Abb. 4 sind aus Sandelzhausen nicht bekannt. Die Zähne seiner Taf. 2, Fig. 1, 2 können nach Meinung der Autorin mit höherer Wahrscheinlichkeit der Art *sansaniense* zugeordnet werden, da sie keinerlei Innencingulum zeigen, und Hypoconus und Protoconus lingual in typischer Weise glatt und abgerundet sind; daß die auf Taf. 2, Fig. 3-5 gezeigten Zähne wie angegeben zur Art *sansaniense* gehören, kann nicht bestätigt werden, da sich die Zähne metrisch und morphologisch stark von den I_2 von *sansaniense* aus Sandelzhausen unterscheiden. Die drei unteren Zähne (Taf. 3, Fig. 1, 2) zeigen wiederum Merkmale der Art *Lartetotherium sansaniense* durch die fehlenden Cingula an den ersten beiden Prämolaren; die Wurzel des P_1 ist jedoch labial nicht geteilt, sondern es ist lediglich eine Längsfurche erkennbar. Auch der M_3 zeigt Merkmale der Art *sansaniense*, obwohl antero-labial ein Cingulum-Riegel vorhanden ist. Eine gesicherte Zuordnung kann jedoch nicht erfolgen, da die Originalstücke der Autorin nicht vorliegen, und die Abbildungen zu einer genauen Identifizierung nicht ausreichen.

Im Rahmen seiner Vergleiche erwähnt HOFMANN (1893) auch die Art *Rh. Sansaniensis*, die im Incisivengebiß Übereinstimmungen mit den von PETERS (1870) abgebildeten Incisiven zeigt. HOFMANN bestimmt den oberen I^1 (Taf. 10, Fig. 1) schließlich als *Aceratherium incisivum*, was nach Meinung der Autorin richtig ist. Bei diesem Zahn handelt es sich um ein *Aceratherium*, da die Wurzel lang und schlank ist und terminal breit-gerundet endet; nach Vermutung von HEISSIG (1972: 71) handelt es sich bei diesem I^1 um *Lartetotherium sansaniense*, was von der Autorin nicht bestätigt werden kann. Die Bestimmung HOFMANNS der beiden oberen Molaren (Taf. 10, Fig. 3, 5) als *Aceratherium incisivum* ist nach Meinung der Autorin falsch; bei diesen beiden Zähnen handelt es sich sicherlich um *Lartetotherium sansaniense*, da die Joche lingual in der für *L. sansaniense* typischen Weise abgerundet sind, und auch keinerlei Innencingulum vorhanden ist.

ROGER (1898) bemerkt, daß die von FRAAS so stark hervorgehobene Abschnürung des Protoconus bei *Rh. sansaniensis* nicht von Bedeutung ist und sich in dieser Ausbildung auch bei anderen Arten findet. Die Autorin schließt sich der Meinung von ROGER an, da die vordere und hintere Protoconusfurche bei *Lartetotherium sansaniense* nur schwach ausgebildet ist und der Protoconus somit nicht stark abgeschnürt wird, wie dies im Gegensatz z. B. bei *Prosantorhinus germanicus* der Fall ist. ROGER erwähnt das Fehlen eines Innencingulums bei *sansaniensis*, die einfache Ausbildung der Querjoche, das Vorhandensein von zwei kleinen, knopfförmigen I_1 sowie die stärkere Entwicklung des ersten unteren Prämolaren, der zwei Wurzeln besitzt; all diese morphologischen Merkmale sind auch bei *L. sansaniense* aus Sandelzhausen zu beobachten.

ROGER vermutet, daß die unteren „Eckzähne" bei beiden Geschlechtern ungleich stark gewesen sein müssen. Die wenigen unteren I_2 von *L. sansaniense* aus Sandelzhausen deuten nach Meinung der Autorin auf einen sehr geringen Geschlechtsdimorphismus, da sich die Incisiven nur geringfügig in der Länge und Breite unterscheiden.

Sollte es sich bei den von ROGER (1900: Taf. 1, Fig. 1, 2) gezeichneten Stücken wirklich um *sansaniense* handeln, dann wäre bei dieser Art endlich die Abfolge und das Vorhandensein von laktealen und adulten Incisiven im Unterkiefer geklärt. Da aus Sandelzhausen solche Symphysen nicht vorliegen, kann lediglich ein Vergleich der isolierten I_1 und I_2 erfolgen. Die unteren I_1 sind nach Meinung von OSBORN (1900) kleiner als die bei der Art *simorrense*; ein Innencingulum fehlt.

Auf Taf. 2, Fig. 5 bildet WANG (1929) ein rechtes Unterkiefer-Fragment als *Dicerorhinus germanicus* ab, bei dem es sich nach Meinung der Autorin um *Lartetotherium sansaniense* handelt, da das Paralophid der Molaren in der für *sansaniense* typischen Weise gerade, d. h. senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers verläuft, und nicht wie bei *Prosantorhinus germanicus* gerundet und nach postero-lingual umgebogen ist.

3.3.4 Obere Molaren

Morphologische Merkmale und Variabilität am M^3

Die von *Lartetotherium sansaniense* vorliegenden isolierten M^3 (Taf. 9, Fig. 13) sind metrisch mit denen von *Plesiaceratherium fahlbuschi* vergleichbar, teilweise sogar etwas größer. Das Parastyl ist als deutlicher Wulst ausgebildet, der basal breit gerundet ist und okklusal zugespitzt ausläuft. Der Paraconus ist basal flach und schmal und verbreitert sich deutlich nach okklusal, wo er breit gerundet ausläuft. Die Parastylfurche ist erst etwas oberhalb der Basis als V-förmige, aber nicht sehr tiefe Einbuchtung erkennbar und weitet sich nach okklusal. Vom Paraconus geht der Ectoloph direkt in den Metaloph über, der insgesamt nach vorn geneigt ist. Das Mesostyl tritt etwa in der Mitte der Außenwand zwischen Paraconus und Hypoconus als ganz flach und breit-gerundete Erhebung zutage. Eine Metaconusrippe und die Postfossette fehlen am letzten Molaren; der Hinterrand der Postfossette bleibt jedoch als Cingulum im postero-lingualen Bereich erhalten. Das posteriore Cingulum besteht bei *Lartetotherium sansaniense* aus zwei direkt an der Basis sitzenden Knoten, die nahe beieinanderliegen, wobei der nach lingual orientierte Knoten etwas größer ist als der labiale. Vom labialen Knoten aus zieht eine ganz flache weite Rinne bis fast zur Kaufläche.

Die beiden Querjoche Protoloph und Metaloph sind gleich lang ausgebildet; der schmalere Metaloph und der breitere Protoloph enden lingual in der für diese Art typischen Form: der Protoconus baucht sich weit-gerundet nach lingual aus, der Hypoconus etwas schmaler. Der nur um das Crochet einfach gebogene Medisinus endet dadurch in einer V-förmigen Ausbuchtung zwischen den Lophen und verläuft nach lingual breit-gerundet. Ein Antecrochet ist zwar vorhanden, baucht sich aber nur schwach gerundet in den Medisinus vor.

Hypoconus, Protoconus und Medisinus sind völlig glatt und tragen keinerlei Skulpturelemente, d. h. ein Innencingulum ist bei dieser Art nie vorhanden. Zum Vergleich sind die Lophe – besonders der Protoconus – bei *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi* lingual stark abgeflacht und bilden mit dem Medisinus eine Linie. Während der Hypoconus postero-lingual im okklusalen Bereich bei *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi* gerundet ist, bildet er bei *Lartetotherium sansaniense* in diesem Bereich eine Kante.

Am Hypoconus ist nie eine Furche ausgebildet, eine vordere Protoconusfurche ist – wenn überhaupt – nur nahe der Basis als ganz flache, breite Eindellung vorhanden. Eine hintere Protoconusfurche ist meist als flache, weite Vertiefung direkt an der Basis des Protoconus erkennbar. Das anteriore Cingulum ist immer als starke, deutliche Leiste vorhanden, die etwa auf halber Höhe des Zahnes liegt, von lingual nach labial schwach aufsteigt und labial des Protoconus bis lingual des Parastyls verläuft.

Sekundärelemente: Crista und Crochetgegenfalte fehlen immer, ein Crochet ragt meist als kurzer, einfacher Sporn in den Medisinus vor.

Morphologische Merkmale und Variabilität an M^2 und M^1

Gemeinsamkeiten: Die Parastylfurche ist basal eng und V-förmig, weitet sich nach okklusal, d. h. verläuft bis zur Kaufläche gleichmäßig U-förmig. Das Mesostyl ist als ganz flache, schwache Erhebung noch ertastbar; labiales und linguales Cingulum fehlen immer. Die Postfossette ist basal schlitzförmig und tief, okklusal dreieckig. Das posteriore Cingulum ist immer als breite, deutliche Leiste erkennbar, die labial vom Hypoconus bis lingual des Metastyls verläuft und im Bereich der Postfossette basalwärts eingekerbt ist.

Die beiden Querjoche sind stärker schräggestellt als bei den Prämolaren und divergieren etwas. Metaloph und Protoloph enden lingual breit-gerundet, d. h. der Protoconus baucht sich weit-gerundet, der Hypoconus etwas schmaler gerundet nach innen aus.

Hypoconus und Protoconus bilden zwei deutliche Ausbuchtungen nach lingual und keine gerade Linie parallel zur Längserstreckung des Kiefers wie bei *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi*. Eine hintere Hypoconusfurche ist nie vorhanden, eine vordere basal V-förmig, aber meist schwach angedeutet; vordere und hintere Protoconusfurche sind oft als schwache, weite und flache Eindellungen erkennbar. Das anteriore Cingulum ist immer als starke, mar-

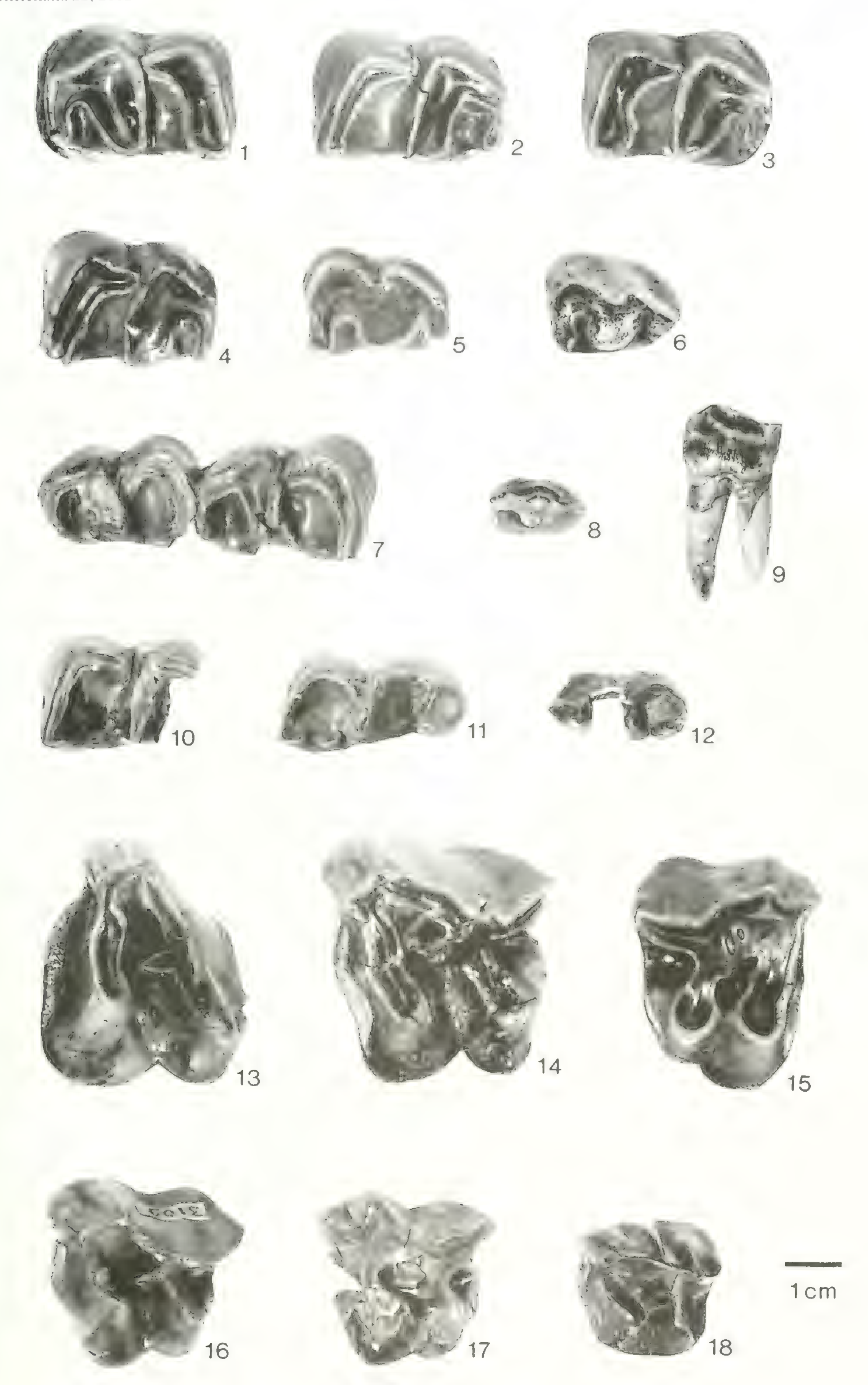
---

Tafel 9

Lartetotherium sansaniense (LARTET, 1848)
Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, Externseite zeigt nach oben

Fig. 1: M_3 dex, BSP 1959 II 4475.
Fig. 2: M_2 sin, BSP 1959 II 4451.
Fig. 3: M_2 sin, BSP 1959 II 4452.
Fig. 4: M_1? sin, BSP 1959 II 4456.
Fig. 5: P_3 sin, BSP 1959 II 4445.
Fig. 6: P_2 sin, BSP 1959 II 4430.
Fig. 7: P_{3-4} dex, BSP 1959 II 4429.
Fig. 8: P_1 sin, BSP 1959 II 4454.
Fig. 9: P_1 sin, BSP 1959 II 4454 (labiale Ansicht).

Fig. 10: D_4 sin, BSP 1959 II 4956.
Fig. 11: D_3 sin, BSP 1959 II 4957.
Fig. 12: D_2 dex, BSP 1959 II 4966.
Fig. 13: M^3 sin, BSP 1959 II 4461.
Fig. 14: M^2 sin, BSP 1959 II 4464.
Fig. 15: P^4 dex, BSP 1959 II 4469.
Fig. 16: D^4 sin, BSP 1959 II 4969.
Fig. 17: D^3 sin, BSP 1959 II 4967.
Fig. 18: D^2 sin, BSP 1959 II 4970.



PETER, K.: Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

kante Leiste ausgebildet, die auf halber Höhe des Zahnes labial vom Protoconus bis lingual des Parastyls verläuft. Sekundärelemente: Crista und Crochetgegenfalte sind nie ausgebildet, aber ein einfaches Crochet ragt immer als kurzer Sporn in den Medisinus.

Unterschiede: Der zweite obere Molar (Taf. 9, Fig. 14) ist kürzer und breiter als die M^2 von *Plesiaceratherium fahlbuschi* und größer als die von *Prosantorhinus germanicus*; der Zahn hat insgesamt einen rechteckigen Umriß. Der vorderste obere Molar ist etwas kleiner als der M^2, hat aber ebenfalls einen rechteckigen Umriß. Parastyl und Paraconus sind am M^2 zwei gleichmäßig stark ausgebildete Wülste, die sich etwas oberhalb der Basis herausbilden und in gleicher Höhe parallel bis zur Kaufläche verlaufen. Am M^1 ist der Paraconus hoch-gewölbt und als deutlicher Wulst etwas oberhalb der Basis bis zur Kaufläche gleichmäßig stark ausgebildet; auch das Parastyl ist markant, aber etwas schwächer und kürzer vorhanden.

Die Außenwand, der Ectoloph, fällt am M^2 vom Paraconus stark nach hinten ab, ist im Bereich des Metaconus geknickt, so daß das Metastyl flügelartig nach labial ausgerichtet ist. Am M^1 fällt der Ectoloph vom Paraconus nicht so stark nach hinten ab, ist aber auch im Bereich des Metaconus leicht geknickt, so daß das Metastyl etwas nach labial ausgerichtet ist. Eine Metaconusrippe fehlt am M^2 immer, am M^1 ist sie als längliche flache Erhebung vorhanden.

Der Medisinus ist am M^2 um Crochet und Antecrochet herum gebogen und weitet sich stark nach lingual, wo er in einer V-förmigen Einbuchtung zwischen Hypoconus und Protoconus endet; am M^1 läuft der Medisinus leicht gerundet um Crochet und Antecrochet herum und endet in einer V-förmigen Ausbuchtung zwischen Hypoconus und Protoconus.

Das Antecrochet baucht sich am M^2 weit-gerundet in den Medisinus aus, tritt jedoch okklusal nicht deutlich abgeschnürt wie bei den anderen beiden Gattungen hervor, da die Furchung am Protoconus sehr schwach ist. Am Protoconus des M^1 ist eine deutliche Furchung erkennbar: die hintere Protoconusfurche verläuft von basal bis etwa auf halbe Höhe des Zahnes und ist V-förmig, aber nicht sehr tief; die vordere ist etwas schwächer, aber auch gut erkennbar. Durch die Furchung baucht sich das Antecrochet breit-gerundet in den Medisinus vor und tritt okklusal leicht abgeschnürt hervor.

3.3.5 Obere Prämolaren

Morphologische Merkmale am P^4

Der Umriß des letzten oberen Prämolaren (Taf. 9, Fig. 15) ist deutlicher rechteckig als bei den Molaren; er ist kürzer, aber nur wenig schmaler als der M^1. Der Paraconus ist etwas oberhalb der Basis bis zur Kaufläche als deutlicher, hoch-gewölbter Wulst erkennbar und ist meist nach hinten geneigt. Das Parastyl ist schon direkt an der Basis als Wulst erkennbar, der okklusal zugespitzt ausläuft. Die Parastylfurche ist von basal bis okklusal U-förmig und flach ausgebildet und weitet sich nach okklusal. Die Außenwand des P^4 fällt ebenfalls stark nach hinten ab, aber insgesamt als gerade Fläche, da eine Knickung im Metaconus-Bereich fehlt. Das Mesostyl ist nur okklusal als ganz schwache und flache Erhebung noch vorhanden, die Metaconusrippe hingegen noch deutlicher von der Hälfte der Außenseite bis zur Kaufläche als Rippe mit einem kleinen Grat erkennbar. Ein Außencingulum fehlt wie bei den Molaren immer.

Die Postfossette ist seicht, d. h. sie liegt nicht so tief wie bei den Molaren und höher als der Medisinus; das posteriore Cingulum ist wie bei den Molaren immer als starke Leiste ausgebildet. Die beiden Querjoche haben einen sehr geringen Abstand und verlaufen parallel. Der schmalere Metaloph ist lingual etwas kürzer und läuft in diesem Bereich schwächer gerundet aus als bei den Molaren. Der Protoconus endet lingual breiter gerundet als der Hypoconus, aber die bei den Molaren typische, lingual V-förmige Einbuchtung des Medisinus fehlt am P^4, da sich Hypoconus und Paraconus im Ausgang des Medisinus basal berühren und der Medisinus dadurch hoch geschlossen wird; er liegt im zentralen Zahnteil tiefer als die Postfossette. Protoconus und Hypoconus sind lingual völlig glatt-gerundet, ein Innencingulum fehlt immer.

Am Hypoconus sind nie Furchen ausgebildet, auch die hintere Protoconusfurche fehlt immer; eine vordere Protoconusfurche ist jedoch meist oberhalb des anterioren Cingulums als kleine Einkerbung vorhanden. Das anteriore Cingulum ist wie bei den Molaren ausgebildet. Ein Crochet ist meist als kurzer, einfacher Sporn vorhanden, eine kleine Crista gelegentlich angedeutet. Nur bei einem Zahn sind Crochet und Crista verschmolzen, wobei eine winzige Medifossette entstanden ist.

Morphologische Merkmale am P^3

Am dritten oberen Prämolaren ist der Paraconus deutlich schwächer als bei P^4 ausgebildet, d. h. er ist schmaler und nicht so hoch gewölbt, aber auch nach hinten geneigt. Das Parastyl ist breit-gerundet, die Parastylfurche flach und U-förmig. Der Ectoloph fällt nicht wie bei P^4 stark nach hinten ab, sondern ist von anterior nach posterior leicht konvex und nach lingual geneigt. Das Mesostyl fehlt, die Metaconusrippe ist jedoch deutlich von basal bis okklusal ausgebildet.

Die Postfossette ist noch seichter als bei P^4, das posteriore Cingulum ist wie bei den übrigen hinteren Backenzähnen vorhanden. Die Querjoche liegen parallel und sind noch schwächer schräggestellt als bei P^4. Protoconus und Hypoconus sind lingual gleich lang, beide im gleichen Maße abgerundet und völlig glatt. Ein Innencingulum fehlt immer, eine Furchung an Hypoconus und Protoconus ist nie vorhanden. Die beiden Lophe liegen lingual so nah beieinander, daß der Medisinus noch enger und höher geschlossen wird, und in der Zahnmitte so flach ist wie die Postfossette. Das anteriore Cingulum ist wie bei den Molaren immer als starke Leiste entwickelt; ein schwaches, kurzes Crochet ist das einzige vorhandene Sekundärelement.

Morphologische Merkmale am P^2

Der obere P^2 (Taf. 10, Fig. 5) zeigt eine deutliche Reduktion im antero-labialen Zahnteil: der Paraconus ist schwächer, d. h. niedriger und schmaler als bei den übrigen Prämolaren ausge-

bildet; er setzt flach und breit-gerundet etwas oberhalb der Basis an, verjüngt sich nach okklusal, bzw. ist bis zur Kaufläche schmaler und höher gewölbt und neigt sich stark nach hinten. Das Parastyl ist ebenfalls schwächer als bei den anderen Prämolaren, aber noch als gleichbleibend starker Wulst von basal bis okklusal vorhanden. Die Parastylfurche ist sehr flach und weitet sich nach okklusal.

Der gesamte Ectoloph ist von anterior nach posterior leicht konvex und stark nach lingual geneigt, der Bereich des Metaconus ist deshalb nicht wie bei den Molaren geknickt. Mesostyl und Außencingulum fehlen immer, die Metaconusrippe ist ganz schwach und flach gerade noch erkennbar.

Die Postfossette ist noch flacher und seichter als bei P^3 und liegt sehr viel höher als der Medisinus. Das posteriore Cingulum ist als starke Leiste vorwiegend im Bereich der Postfossette ausgebildet und verläuft bis zum posterioren Teil des Hypoconus. Der Metaloph liegt senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers, der Protoloph konvergiert, so daß es im Medisinus zwischen Hypoconus und Protoconus oft zu einer Verschmelzung kommt, die den Medisinus gänzlich verschließt. Meist ist der Protoloph nur durch eine ganz schmale Verbindung an der Innenseite des Ectolophs angewachsen. Der Medisinus ist trichterförmig, aber flacher als bei P^3.

Furchen sind am Hypoconus und Protoconus nie ausgebildet, ebenso fehlt immer ein linguales Cingulum. Das anteriore Cingulum ist wie bei den übrigen Prämolaren entwickelt. Hypoconus und Protoconus sind lingual leicht gerundet, ragen aber nicht wie bei den Molaren deutlich nach lingual vor, sondern bilden zusammen eine schwach konvexe Fläche mit einer kleinen flachen Längsfurche in der Mitte. Außer einem winzigen, nur schwach angedeuteten Crochet sind keine Sekundärelemente vorhanden.

Morphologische Merkmale am P^1

Der vorderste Prämolar P^1 (Taf. 10, Fig. 6) ist der kleinste der Vorderbackenzähne mit deutlich reduziertem Kronenmuster. Die Außenwand ist von vorn nach hinten leicht konvex und etwas nach lingual geneigt. Das Parastyl ist noch als kleiner schwacher und vor allem sehr kurzer Wulst nahe der Kaufläche erkennbar. Der Paraconus ist zur Mitte der Außenwand gerückt und als flacher und breiter Wulst von basal bis okklusal ausgebildet. Eine Parastylfurche ist als solche nicht mehr erkennbar, Mesostyl und Metaconusrippe fehlen. Die Postfossette ist schlitzförmig, aber nicht tief; ein posteriores Cingulum ist als schmale, aber deutliche Leiste von der Postfossette bis zum Hypoconus ausgebildet. Von den Querjochen hat nur der Metaloph als sehr dünner, leicht schräg gestellter Grat noch eine schmale Verbindung zum Ectoloph. Der Protoloph fehlt bzw. besteht nur noch aus dem ganz lingual sitzenden Protoconus, der zapfenartig ausgebildet ist. Vor diesem Protoconus-Zapfen befindet sich die zarte und schmale anteriore Cingulum-Leiste, die am Parastyl endet. Der Medisinus besteht nur noch aus einem flachen Trichter in der Zahnmitte.

3.3.6 Obere lakteale Prämolaren

Morphologische Merkmale am D^4

Der D^4 (Taf. 9, Fig. 16) ist der hinterste und größte der drei laktealen Prämolaren im Oberkiefer und hat einen trapezförmigen Umriß. Das Parastyl ist sehr kurz, aber als starker Wulst ausgebildet, der okklusal zugespitzt endet. Der Paraconus setzt etwas oberhalb der Basis breit-gerundet an, verschmälert und erhöht sich nach okklusal, wo er schmal und hoch-gerundet ausläuft; des Weiteren ist der Paraconus deutlich nach hinten geneigt. Dadurch ist die Parastylfurche etwas oberhalb der Basis noch V-förmig und markant, weitet sich aber dann breit-gerundet nach okklusal. Hinter dem Paraconus fällt der Ectoloph nach posterior ab und ist nach innen geneigt; im Bereich des Metaconus ist die Außenwand geknickt, so daß das Metastyl wieder leicht nach labial ausgerichtet ist. Ein labiales Cingulum sowie ein Mesostyl fehlen, die Metaconusrippe ist jedoch etwas oberhalb der Basis bis zur Kaufläche schmal, markant und gleichbleibend stark entwickelt.

Die Postfossette ist basal tief und schlitzförmig, okklusal dreieckig. Das posteriore Cingulum ist analog zu den Molaren und Prämolaren entwickelt. Die beiden Querjoche liegen parallel und haben einen geringen Abstand. Der schmalere Metaloph zeigt am Hypoconus keinerlei Furchenbildung, am Protoconus ist eine hintere Furche basal als ganz schwache Eindellung angedeutet, deshalb ist das Antecrochet auch nur schwach in den Medisinus ausgebaucht; eine vordere Protoconusfurche ist von basal bis auf halbe Höhe des Zahnes als deutliche, V-förmige, aber nicht sehr tiefe Einkerbung erkennbar.

Protoconus und Hypoconus enden lingual analog zu den Molaren breit-gerundet und bauchen sich deutlich nach innen vor, so daß der Medisinus in einer V-förmigen Kerbe zwischen beiden Lophen endet. Der Medisinus ist nur einmal um das Crochet herumgebogen und ist V-förmig, aber nicht sehr tief ausgebildet. Der linguale Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus ist eng, ein linguales Cingulum nie vorhanden. Das anteriore Cingulum ist analog zu den Molaren und Prämolaren als starke Leiste entwickelt. Ein schmales, sehr kurzes Crochet ist das einzige vorhandene Sekundärelement.

Morphologische Merkmale am D^3

Der dritte lakteale Prämolar (Taf. 9, Fig. 17) ist etwas kleiner als der D^4, hat aber ebenfalls einen trapezförmigen Umriß. Das Parastyl ist ebenfalls kurz, aber schmaler und höher gewölbt als bei D^4. Der Paraconus setzt direkt an der Basis als schmale und hoch-gewölbte Rippe an und verläuft in gleichbleibender Stärke bis zur Kaufläche. Die Parastylfurche ist tiefer, V-förmiger und markanter als beim letzten laktealen Prämolaren und weitet sich nur geringfügig nach okklusal, da der Paraconus nur schwach nach hinten geneigt ist.

Hinter dem Paraconus fällt der Ectoloph steil nach posterior ab und ist nach innen geneigt; im Metaconus-Bereich ist die Außenwand geknickt, wobei das Metastyl wieder nach labial ausgerichtet ist. Ein Mesostyl und ein labiales Cingulum fehlen immer, die Metaconusrippe ist jedoch deutlich und schmal, aber hoch-gewölbt von basal bis okklusal ausgebildet.

Die Postfossette ist trichterförmig und flacher als bei D^4, das posteriore und anteriore Cingulum analog zu den Molaren und Prämolaren entwickelt. Die beiden Lophe liegen parallel und sind weniger stark geknickt als bei D^4. Furchen am Hypoconus und Protoconus fehlen ebenso wie ein linguales Cingulum. Der Medisinus ist flach, das Antecrochet nur leicht gebaucht und der Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus lingual schmaler als bei D^4. Außer einem schwachen, kleinen Crochet sind keine Sekundärelemente vorhanden.

Morphologische Merkmale am D^2

Der D^2 (Taf. 9, Fig. 18) ist der vorderste und kleinste lakteale Prämolar mit einem ebenfalls trapezförmigen Umriß, aber einem komplizierteren Kronenmuster; die vielfältigen Verkomplizierungen des Kronenmusters, die beim D^2 von *Plesiaceratherium* auftreten, kommen bei *Lartetotherium* nicht vor. Der Zahn ist jedoch morphologisch anders gestaltet als die übrigen oberen Milchzähne.

Das Parastyl ist sehr kurz und flach, aber als Wulst noch deutlich erkennbar. Der Paraconus ist zur Mitte der Außenwand gerückt: er setzt direkt an der Basis an, ist dort noch flacher und breiter gerundet, verjüngt und erhöht sich nach okklusal. In dieser markanten Form ist der Paraconus nur bei *Lartetotherium sansaniense* ausgebildet. Eine Parastylfurche ist als solche nicht mehr vorhanden; der Bereich zwischen Parastyl und Paraconus ist flach und weit. Hinter dem Paraconus befindet sich eine parallel zum Paraconus verlaufende Längsrinne, die V-förmig und eng oder U-förmig und weit sein kann. Die Metaconusrippe ist schwächer als der Paraconus, beginnt ganz flach und breit-gerundet direkt an der Basis, verjüngt und erhöht sich nach okklusal, ist aber insgesamt niedriger als der Paraconus. Mesostyl und labiales Cingulum fehlen immer. Der Ectoloph verläuft gerade und ist leicht nach innen geneigt. Die Postfossette ist tief und nach lingual länglich ausgezogen, aber nach hinten durch das schwache und niedrige posteriore Cingulum nicht stark abgegrenzt.

Der Metaloph liegt senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers, nur sein linguales Ende ist leicht nach hinten umgebogen. Der Protoloph ist insgesamt sehr schräg nach hinten gebogen und konvergiert zum Metaloph. Der Medisinus ist tief, V-förmig und eng; Protoconus und Hypoconus zeigen keine Furchenbildung, und ein linguales Cingulum fehlt immer. Das anteriore Cingulum liegt nicht weit oberhalb der Schmelzbasis und bildet eine schmale, aber deutliche Leiste. Sekundärelemente: das Crochet ist immer sehr schmal und kurz ausgebildet und kann als mehrfacher Sporn vorhanden sein.

3.3.7 Obere Incisiven

Lartetotherium sansaniense gehört zu den Arten, bei denen das Incisivengebiß erhalten bleibt. Die wenigen vorhandenen oberen I^1 (Taf. 10, Fig. 3, 4) zeigen sehr geringe Größenunterschiede und da keine Zähne in situ vorliegen, kann über den vermutlich sehr geringen Geschlechtsdimorphismus bzw. darüber, in welchen Merkmalen sich männliche und weibliche Incisiven unterscheiden, keine Aussage getroffen werden.

Die oberen I^1 von *sansaniense* unterscheiden sich auf jeden Fall von denen der übrigen Sandelzhausener Rhinocerotiden-Gattungen, da die männlichen I^1 von *Prosantorhinus* sehr groß sind und eine kurze, schmale Wurzel besitzen und die weiblichen I^1 bohnenförmig und kleiner sind, sowie eine andere Morphologie aufweisen; *Plesiaceratherium* hat lange schmale I^1, die sich auch deutlich von *sansaniense* unterscheiden.

Der obere I^2 ist ein kleiner, rudimentärer, stiftförmiger Zahn, der sich schwer bestimmen läßt und laut HEISSIG (1972: 73) nur bei *Dicerorhinus schleiermacheri* und *Rhinoceros (Gaindatherium)* vorkommt. Aus Sandelzhausen ist bisher kein oberer I^2 bekannt.

Zwei der wenigen von *sansaniense* vorliegenden I^1 zeigen sehr ähnliche morphologische Merkmale: die Krone ist recht niedrig und in antero-posteriorer Ausdehnung langgestreckt und schmal. Die Labialseite ist deutlich konvex, die Lingualseite eben; letztere kann von terminal bis zur Schmelzbasis eine Furche zeigen, die terminal V-förmig und markant ausgebildet ist und zur Schmelzbasis hin weiter und flacher wird. Die Wurzel ist kurz, nach hinten geneigt und endet terminal spitz-zugerundet.

Da wie bei *Prosantorhinus* die Abnutzung des I^1 durch den unteren I_2 etwas hinter der anterioren Spitze ansetzt, bleibt diese stehen und tritt besonders bei stark abgekauten Zähnen markant hervor. Die Abkauungsfläche ist labial stärker herausgearbeitet und zeigt im posterioren Teil eine zarte, aber deutliche Striation; die kleine Abkauungsfläche an der anterior stehenbleibenden Spitze ist glatt poliert und entstand vermutlich durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme.

Ein weiterer I^1 zeigt eine etwas andere Morphologie: die Krone ist noch niedriger und in antero-posteriorer Erstrekkung kürzer als bei den vorher beschriebenen Zähnen. Labi-

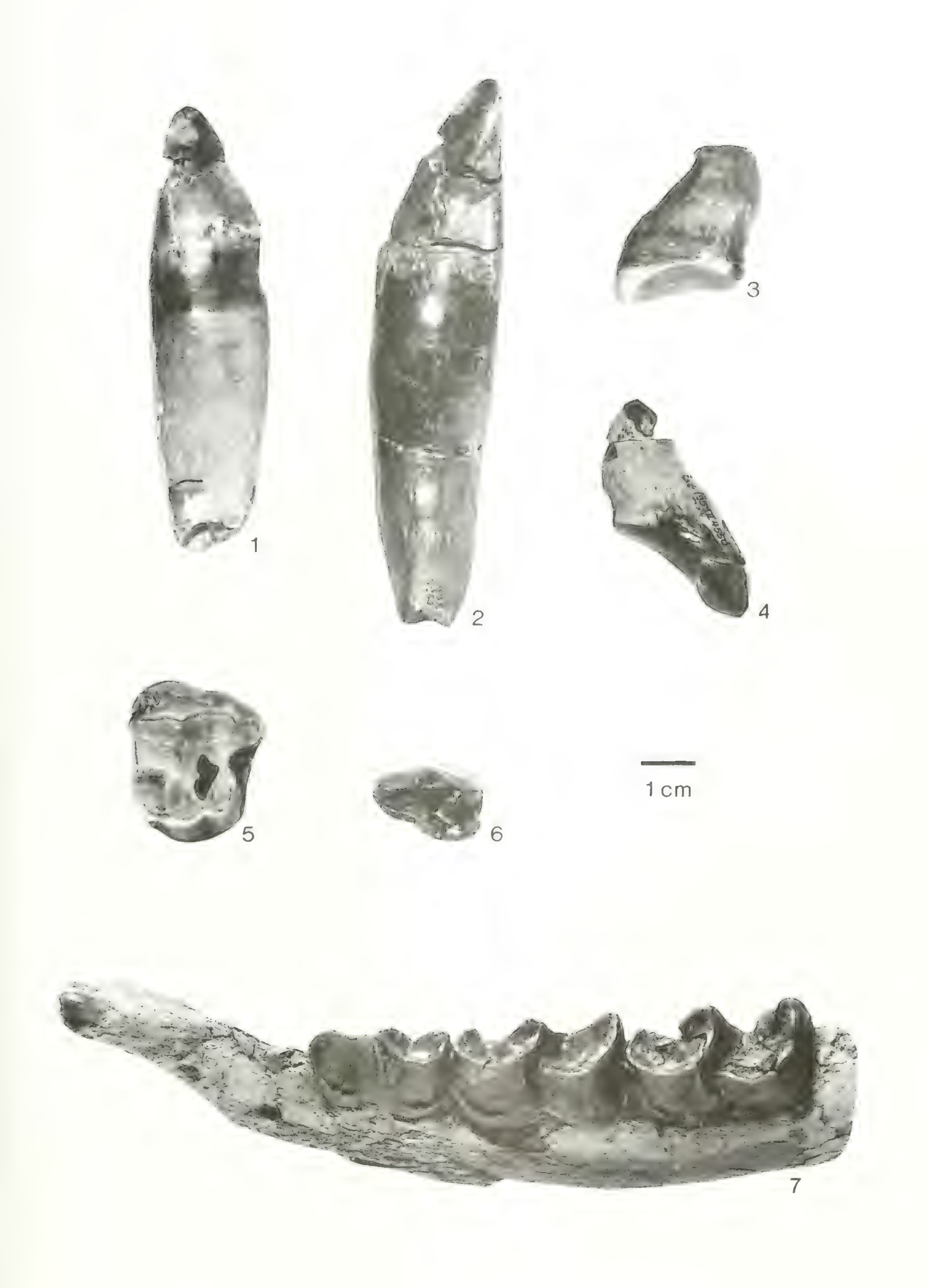
Tafel 10

Lartetotherium sansaniense (LARTET, 1848)
Darstellung 1:1

Fig. 1: I_2 sin, (Weibchen ?), BSP 1959 II 4979, linguale Ansicht.
Fig. 2: I_2 dex, (Männchen ?), BSP 1959 II 4980, linguale Ansicht.
Fig. 3: I^1 sin, (Weibchen ?), BSP 1959 II 4553, labiale Ansicht.
Fig. 4: I^1 dex, (Weibchen ?), BSP 1959 II 4550, labiale Ansicht.
Fig. 5: P^2 dex, BSP 1959 II 4433, okklusale Ansicht.
Fig. 6: P^1 sin, BSP 1959 II 4958, okklusale Ansicht.

Plesiaceratherium fahlbuschi (HEISSIG, 1972)
Darstellung 1:1

Fig. 7: Laktealer Unterkiefer sin mit dI_2 (!), P_1 im Durchbruch (nur die Spitze ist sichtbar), D_2 – D_4, BSP 1959 II 9039, labio-okklusale Ansicht.



PETER, K.: Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

al- wie Lingualseite der Wurzel sind leicht konvex, die Wurzel insgesamt so lang wie bei den anderen I^1, endet aber terminal als länglicher, abgerundeter Grat. Anterior ist etwa 1 cm oberhalb der Basis an der Wurzel eine deutliche Verdickung ausgebildet; insgesamt neigt sich die Wurzel ebenfalls nach hinten, aber schwächer als bei den anderen beschriebenen I^1. Ein weiterer deutlicher Unterschied ist die Abkauungsfläche dieses Zahnes im Vergleich zu den anderen: die Abkauung setzt nicht ein ganzes Stück hinter der anterioren Spitze an, sondern direkt daran, so daß vorne nur eine ganz kleine Spitze stehenbleibt, die glatt poliert ist. Die gesamte übrige Abkauungsfläche ist wie bei den anderen I^1 labial deutlich mehr abgekaut und zeigt eine zarte, aber deutliche Striation. Da die anteriore Spitze nicht stehenbleibt, wirkt der Zahn insgesamt flacher. Ob diese morphologischen Unterschiede der verschieden ausgeprägten oberen I^1 auf einen Geschlechtsdimorphismus hinweisen oder ob es sich um die natürliche Variabilität innerhalb der Art handelt, kann zum jetzigen Zeitpunkt nicht geklärt werden, da zu wenige Zähne vorliegen.

3.3.8 Untere Molaren

Morphologische Merkmale und Variabilität am M_3

Der hinterste Molar M_3 (Taf. 9, Fig. 1) ist der längste Zahn im Unterkiefer. Wie bei den anderen beiden Nashorn-Gattungen aus Sandelzhausen sind auch die unteren Backenzähne von *Lartetotherium* uniform und merkmalsarm. Talonid und Trigonid sind gleich lang; die posteriore Wurzel ist jedoch nicht so deutlich wie bei *Prosantorhinus* nach hinten gespreizt, sondern sitzt mehr oder weniger senkrecht im Kiefer. Wie an den Incisiven ist etwas unterhalb der Krone die Wurzel in der für diese Art typischen Form verdickt und läuft dann terminal wieder verschmälert aus. Diese Wurzelverdickung ist jedoch nicht an allen M_3 zu beobachten.

Der Metalophid-Innenschenkel ist lang und liegt senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers; der Metalophid-Außenschenkel ist sehr kurz und bildet mit dem Innenschenkel einen spitzen Winkel; das Protoconid bildet dadurch eine deutliche Kante an der Außenseite. Paraconid und Paralophid liegen parallel zum Metalophid-Innenschenkel. Durch den kurzen Metalophid-Außenschenkel ist die Trigonidgrube sehr eng und schmal und liegt sehr viel höher über der Schmelzbasis als die Talonidgrube. Die Wände der Trigonidgrube sind zwar ebenfalls steil wie bei den übrigen Gattungen, aber der Boden fällt – im Gegensatz zu *Prosantorhinus* – nur sehr schwach nach lingual ab. Das anteriore Cingulum ist als deutliche, halbmondförmige Leiste etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

Der lange Hypolophid-Innen- und der kurze Hypolophid-Außenschenkel bilden zusammen einen stumpfen Winkel. Der Innenschenkel ist – im Gegensatz zu *Plesiaceratherium* – nur schwach nach hinten gestreckt. Die Talonidgrube hat flache Wände, der Boden liegt hoch über der Basis und fällt nur sehr schwach nach lingual ab; eine Rinne in der Talonidgrube wie sie bei *Prosantorhinus* und *Plesiaceratherium* deutlich ausgebildet ist, fehlt hier. Das posteriore Cingulum unterscheidet den M_3 von allen übrigen Molaren: es ist etwa in der Mitte der posterioren Zahnseite direkt an der Schmelzbasis als kleiner Knoten oder nur als Verdickung entwickelt und nie durch Druckusur abgenutzt, da kein Zahn im Kiefer mehr folgt.

Labiales und linguales Cingulum fehlen immer; die Außenfurche ist meist tief und markant, kann aber V-förmig oder U-förmig ausgebildet sein; sie ist leicht nach vorn geneigt. Eine Entoconidrinne fehlt immer und das Entoconid ist – im Gegensatz zu *Prosantorhinus* und *Plesiaceratherium*, die ein flaches Entoconid zeigen – leicht konvex vorhanden. Eine ganz schwache Horizontalstreifung ist rund um den ganzen Zahn erkennbar, typischer für *Lartetotherium* ist jedoch die völlig glatte Ausbildung der Außen-, Innen- und Rückseite des Zahnes ohne jegliche Skulpturelemente. Nur ein Zahn zeigt kleine kurze und flache senkrechte Riefen an der posterioren und labialen Seite. Da der M_3 lange nach dem Zahnwechsel erscheint, ist er meist nur schwach abgekaut.

Morphologische Merkmale und Variabilität am M_2

Der zweite untere Molar (Taf. 9, Fig. 2, 3) ist etwas kürzer und vor allem an der Basis des Trigonids schmaler als der M_3. Des Weiteren lassen sich beide Zähne durch die Ausbildung des posterioren Cingulums unterscheiden: dieses liegt bei M_2 zwar ebenfalls in der Mitte der posterioren Zahnseite, aber etwas oberhalb der Basis und bildet einen kleinen Riegel, der durch die Druckusur des M_3 meist etwas abgenutzt ist. Das anteriore Cingulum ist analog zu M_3 ausgebildet und zieht noch ein Stück auf die Außenseite; labiales und linguales Cingulum fehlen immer.

Talonid und Trigonid sind gleich lang; die Knickung von Metalophid und Hypolophid ist analog zu M_3 entwickelt. Die Trigonidgrube ist sehr flach und von rechtwinklig geknickten steilen Wänden umgeben; der Boden der Grube fällt nicht nach lingual ab, sondern liegt parallel zur Kaufläche. Die tiefer liegende Talonidgrube hat flache Wände, der Boden liegt weit über der Schmelzbasis und fällt nur ganz gering nach lingual ab; eine Rinne in der Talonidgrube fehlt ebenso wie eine Entoconidrinne. Die Außenfurche ist immer tief und markant vorhanden, meist V-förmig und leicht nach vorn geneigt. Wie die übrigen Molaren zeigt auch M_2 sehr glatte und skulpturlose Außen-, Rück- und Innenseiten.

Morphologische Merkmale und Variabilität am M_1

Der erste Molar (Taf. 9, Fig. 4) ist deutlich kürzer und schmaler als die übrigen Molaren. Außer in der Größe unterscheidet er sich durch die Ausbildung des Trigonids und Talonids von M_2: während bei M_2 Talonid und Trigonid gleich lang ausgebildet sind, ist das Trigonid bei M_1 deutlich kürzer. Dadurch ist auch die Trigonidgrube viel enger ausgebildet, hat flachere rundliche Wände (nicht rechtwinklig geknickte steile Wände wie bei M_2), der Boden liegt höher über der Basis und fällt nur sehr gering nach lingual ab.

Wie bei den übrigen Molaren ist das Paralophid lang bis zur Innenseite ausgezogen und liegt senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers. Das Hypolophid ist analog zu M_2 ausgebildet, die Talonidgrube liegt allerdings höher über der Basis als bei M_2 und ist nicht so weit.

Eine Rinne in der Talonidgrube, eine Entoconidrinne sowie ein labiales und linguales Cingulum fehlen; anteriores und posteriores Cingulum sind analog zu M_2 entwickelt. Die Außenfurche ist tief und V-förmig, leicht nach vorn geneigt und zeigt keine Spur eines Cingulums. An der Außen- und Rückseite des Zahnes sind kleine, kurze und flache senkrechte Rillen erkennbar. Da der M_1 als erster Molar vor dem Zahnwechsel erscheint, ist er meist im Trigonidberich stärker abgekaut als die übrigen Molaren.

3.3.9 Untere Prämolaren

Morphologische Merkmale am P_4

Der letzte Prämolar (Taf. 9, Fig. 7) unterscheidet sich metrisch nur geringfügig von M_1, zeigt aber in der Ausbildung der morphologischen Merkmale deutliche Abweichungen. Trigonid und Talonid sind gleich lang; der Hypolophid-Innenschenkel ist nach hinten rundlich ausgebaucht, das Entoconid ist nach antero-lingual gerichtet. Der Hypolophid-Außenschenkel ist kurz und liegt nicht wie bei M_1 in der Längserstreckung des Kiefers, sondern ist nach innen gedreht. Hypolophid-Innen- und Außenschenkel bilden also keinen deutlichen Knick wie bei M_1 und M_2, sondern eine sanfte Rundung. Die Talonidgrube ist dadurch ebenfalls rundlicher ausgebildet, die Wände flach und der Boden der Grube liegt weit oberhalb der Schmelzbasis; eine Rinne in der Talonidgrube fehlt ebenso wie eine Entoconidrinne. Ein P_4 zeigt am hinteren Ende im Ausgang der Talonidgrube einen kleinen niedrigen Schmelzgrat.

Außen- und Innenschenkel des Metalophids bilden zusammen einen spitzeren Winkel als bei M_1, d. h. der Außenschenkel ist stärker nach lingual geneigt; das Paralophid ist ebenfalls lang, weit nach innen gezogen und liegt senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers. Die Trigonidgrube liegt nur wenig höher als die Talonidgrube, hat steilere Wände mit einem engen Boden, der nur geringfügig nach lingual abfällt. Eine Protoconidfalte ist ganz schwach angedeutet.

Labiales und linguales Cingulum fehlen, anteriores und posteriores Cingulum sind analog zu M_1 und M_2 ausgebildet. Die Außenfurche ist besonders im okklusalen Teil tief und V-förmig, weitet sich etwas zur Basis hin und ist leicht nach vorn geneigt. An der posterioren und labialen Zahnseite ist eine zarte Horizontalstreifung erkennbar, senkrechte Riefen fehlen. Im basalen äußeren Teil ist das Hypolophid deutlicher ausgebaucht als bei den Molaren.

Morphologische Merkmale am P_3

Der dritte Prämolar (Taf. 9, Fig. 5, 7) ist zwar nur geringfügig kürzer, aber besonders im vorderen Teil deutlich schmaler. Trigonid und Talonid sind gleich lang; der Hypolophid-Innenschenkel ist kürzer als bei P_4, aber in derselben Weise gebogen. Der kurze Außenschenkel ist noch etwas weiter nach innen gedreht als bei P_4. Die Trigonidgrube ist enger mit flachen Wänden, der Boden fällt etwas steiler nach innen ab als beim letzten Prämolaren. Im Ausgang der Talonidgrube ist eine deutliche Rinne ausgebildet, die etwas oberhalb der Basis endet.

Der Innenschenkel des Metalophids ist im Gegensatz zu P_4 weit nach hinten gestreckt und kürzer; eine Protoconidfalte ist deutlich erkennbar. Dadurch ist die Trigonidgrube verengt, hat steil abfallende Wände und eine Rinne am Boden, die am Ausgang der Trigonidgrube endet. Die Trigonidgrube liegt nur geringfügig höher als die Talonidgrube; eine Entoconidrinne fehlt ebenso wie ein linguales Cingulum. Anteriores und posteriores Cingulum sind analog, aber etwas schwächer als am letzten Prämolaren ausgebildet.

Die Außenfurche ist okklusal tief und markant, zur Basis flacher und weiter sowie nicht so stark nach vorn geneigt wie bei den Molaren. Der basale äußere Teil des Hypolophids ist deutlicher nach außen gebaucht als bei den Molaren.

Die Externseite zeigt kein Cingulum und keine Skulpturelemente, aber eine feine Horizontalstreifung; kurze, flache senkrechte Riefen können auftreten.

Morphologische Merkmale am P_2

P_2 ist zwar deutlich kürzer und besonders im vorderen Bereich sehr viel schmaler als P_3, die Grundmerkmale sind jedoch – im Vergleich mit den anderen Arten – noch vorhanden (Taf. 9, Fig. 6). Das Trigonid ist etwas länger als das Talonid; der Hypolophid-Innenschenkel ist kürzer und rundlicher sowie weiter nach antero-lingual ausgezogen als bei P_3. Der Hypolophid-Außenschenkel ist weit nach innen gebogen. Die Talonidgrube liegt höher über der Basis als die Trigonidgrube und hat ganz flache Wände, der Boden ist trichterförmig und fällt somit zur Mitte und nicht nach lingual ab; eine Rinne fehlt und der Ausgang der Talonidgrube ist durch eine schwache Innenschwelle verschlossen. Der Metalophid-Innenschenkel ist am weitesten von allen Prämolaren nach hinten schräggestellt, die Protoconidkante steht besonders im okklusalen Teil als Leiste über die Außenfurche vor, basal ist das Protoconid flacher als bei den übrigen Prämolaren ausgeprägt. Der Metalophid-Außenschenkel liegt parallel zur Längserstreckung des Kiefers und ist recht schmal.

P_2 besitzt ein voll entwickeltes, senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers, d. h. rechtwinklig nach lingual umgeknicktes Paralophid. Die Paraconidkante kann antero-labial eine kleine Leiste bilden. Die Protoconidfalte liegt weit lingual und ist bei P_2 am stärksten von allen Prämolaren entwickelt. Auch die Trigonidgrube ist trichterförmig wie die Talonidgrube, aber enger; die Wände sind viel steiler und sie liegt tiefer. Eine enge Rinne läuft weit an der Innenwand herab, fällt steil ab und endet oberhalb der Basis.

Die Außenfurche ist okklusal sehr tief, da die Protoconidkante als Leiste vorsteht, im basalen Teil wird sie weiter und flacher. Eine vordere Außenfurche kann ausgebildet sein, sie ist aber nur im okklusalen Teil schwach sichtbar und tritt auch nur am P_2 auf. Innen- und Außencingulum fehlen ebenso wie eine Entoconidrinne; anteriores und posteriores Cingulum sind analog zu den übrigen Prämolaren entwickelt. Die Außenseite zeigt eine ganz flache Horizontalstreifung, ist aber ansonsten völlig glatt wie bei den übrigen unteren Backenzähnen.

Morphologische Merkmale am P_1

Der vorderste Prämolar von *Lartetotherium sansaniense* (Taf. 9, Fig. 8, 9) ist der kleinste Zahn im Unterkiefer, aber im Vergleich mit den übrigen drei Nashorn-Gattungen von Sandelzhausen der größte Zahn: er ist sehr viel größer als P_1 von *Prosantorhinus* und ebenfalls deutlich länger und breiter als der P_1 von *Plesiaceratherium*. Außerdem besitzt nur der P_1 von *Lartetotherium* zwei deutlich getrennte Wurzeln und sitzt im Kiefer auf Höhe der übrigen Zähne, so daß er – im Gegensatz zu *Prosantorhinus* und *Plesiaceratherium*, deren P_1 deutlich unterhalb der Kaufläche der übrigen Zähne sitzen – normal abgekaut wird.

Der Hypolophid-Außenschenkel liegt parallel zur Längserstreckung des Kiefers, der Innenschenkel ist dazu rechtwinklig nach innen umgeknickt. Die Talonidgrube ist klein mit steilen Wänden und einer schwachen Rinne, die oberhalb der Basis endet. Der lange Metalophid-Außenschenkel liegt ebenfalls parallel zur Längserstreckung des Kiefers, der kurze Innenschenkel ist weit nach hinten gestreckt und bildet deshalb mit dem Außenschenkel einen stumpfen Winkel; eine Protoconidfalte ist vorhanden und nach innen gewölbt. Am Vorderende des länglichen und schmalen Paraconids sitzt ein kurzes Paralophid-Häkchen, das im rechten Winkel nach innen ausgerichtet ist. Die Trigonidgrube ist nur noch als hochliegende, kleine Vertiefung zu erkennen. Ein Innencingulum fehlt und die Lingualseite ist ganz glatt ausgebildet; an der Außenseite fehlt ebenfalls das Cingulum, aber es sind feine flache Längsriefen erkennbar.

Ein anteriores und posteriores Cingulum sind schwach und knapp über der Basis entwickelt; an der posterioren Zahnseite sind Zahnschmelz und Cingulum durch die Druckusur des nachfolgenden P_2 stark abgenutzt. Eine Außenfurche ist nur in der Nähe der Kaufläche als ganz flache und weite Vertiefung vorhanden, in der gleichen Weise ist eine vordere Außenfurche schwach und flach entwickelt.

3.3.10 Untere lakteale Prämolaren

Da jeweils nur ein isolierter D_4, D_3 und D_2 von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen vorliegt (lakteale Unterkiefer fehlen), erfolgt lediglich eine morphologische Beschreibung der einzelnen Zahnpositionen, da mangels Zähnen keine Aussage zur Variabilität getroffen werden kann. Generell fällt bei D_3 und D_4 die sehr starke Knickung der Joche auf. Im Unterkiefer ist nur der D_4 den Molaren analog; D_3 ist nach vorn verlängert. Der D_2 ähnelt dem P_2, ist aber schmaler und niedriger als dieser.

D_4 (Taf. 9, Fig. 10): ob am letzten unteren laktealen Prämolar Talonid und Trigonid gleich oder ungleich lang sind, ist unbekannt, da der vordere Zahnteil abgebrochen ist. Metalophid-Innen- und Außenschenkel sind scharf geknickt, so daß die Protoconidkante als deutliche Leiste über die Außenfurche vorsteht. Der Metalophid-Innenschenkel ist leicht nach hinten gestreckt und liegt deshalb nicht mehr senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers; der Metalophid-Außenschenkel ist nach antero-lingual geneigt. Der kurze Außen- und der lange Innen-Schenkel des Hypolophids bilden zusammen einen stumpfen Winkel. Der Hypolophid-Außenschenkel liegt fast parallel zur Längserstreckung des Kiefers, der Hypolophid-Innenschenkel ist weiter als der Metalophid-Innenschenkel nach hinten geöffnet.

Die Talonidgrube ist weit mit flachen Wänden und einem nach lingual leicht abfallenden Boden. Eine deutliche Rinne zieht sich entlang des ganzen Bodens der Talonidgrube und endet am Ausgang derselben oberhalb der Basis. Eine Entoconidrinne fehlt ebenso wie ein linguales und labiales Cingulum; ein posteriores Cingulum ist analog zu den definitiven Backenzähnen entwickelt. Die Außenfurche ist nur okklusal sehr tief und schlitzförmig ausgebildet und endet weit oberhalb der Basis. Der Zahn ist völlig glatt ohne Skulpturelemente und zeigt nur an der Außenseite ganz flache und kurze senkrechte Riefen.

D_3 (Taf. 9, Fig. 11): der Zahn ist deutlich länger und besonders im vorderen Zahnteil schmaler als der D_4. Metalophid-Innen- und Außenschenkel sind im stumpfen Winkel geknickt, wobei das Protoconid durch diese Knickung an der Außenseite eine noch deutlichere Kante bildet als am D_4. Der Metalophid-Außenschenkel ist sehr lang und liegt parallel zur Längserstreckung des Kiefers. Der kürzere Innenschenkel ist im selben Maß wie bei D_4 nach hinten gestreckt. Eine Protoconidfalte ist nur ganz flach und schwach erkennbar. Das Paralophid ist verdoppelt, wodurch eine weite und flache, aber sehr hoch über der Basis liegende Paralophidgrube entsteht. Sie besitzt flache Wände, fällt flach nach antero-lingual ab und enthält eine kleine Rinne, die weit oberhalb der Basis endet. Der Paralophid-Innenschenkel erstreckt sich bis zur Lingualseite und hat ein kleines, nach vorn gerichtetes Häkchen ausgebildet.

Die Trigonidgrube ist eng, mit rechtwinklig aneinanderstoßenden, steil nach vorn und hinten abfallenden Wänden und weist eine tiefe, V-förmige Rinne auf, die steil nach lingual abfällt und am Ausgang der Trigonidgrube oberhalb der Basis endet. Ein anteriores Cingulum ist als schwache Leiste nur etwas oberhalb der Basis entwickelt. Hypolophid-Innen- und -Außenschenkel bilden einen scharfen Winkel wobei der kurze Außenschenkel weit-gerundet nach lingual umgebogen und in der Mitte des Metalophid-Innenschenkels angeheftet ist. Der etwas längere Hypolophid-Innenschenkel ist weiter nach hinten gestreckt als der Metalophid-Innenschenkel.

Die Talonidgrube ist rundlich, liegt höher als die Trigonidgrube, hat flach nach lingual abfallende Wände, aber keine Rinne am Boden. Im Ausgang der Talonidgrube sitzt ein deutlicher, nach okklusal gewölbter Riegel; da nur ein Zahn vorliegt, ist unklar, ob es sich um einen Cingulum-Riegel oder eine einmalige Bildung an diesem Zahn handelt. Am Entoconid ist okklusal ein kleines kurzes Häkchen entwickelt, das nach vorn zeigt. Ein linguales Cingulum ist nur im Ausgang des Trigonids als kleiner Riegel vorhanden, ein labiales Cingulum fehlt; das posteriore Cingulum ist als kleine, kurze Leiste etwas oberhalb der Basis ausgebildet. Die Außenfurche ist weit, flach und U-förmig; eine vordere Außenfurche ist schwach angedeutet. Besonders an der Außen- und Rückseite des Zahnes sind kleine, kurze und flache senkrechte Riefen erkennbar.

D_2 (Taf. 9, Fig. 12): der vorderste lakteale Prämolar ist so lang wie der P_2, aber schmaler und niedriger als dieser. Der Bereich der Trigonidgrube kann nicht beschrieben werden, da dieser herausgebrochen ist. Das Paralophid ist geteilt und besteht aus einem längeren Außen- und einem kurzen Innenschenkel; die dazwischenliegende Paralophidgrube ist viel kleiner, schmaler und länglicher als bei D_3. Sie liegt sehr hoch über der Basis, die Wände fallen steil nach antero-lingual ab. Anteriores und posteriores Cingulum sind analog zu den übrigen Milchzähnen entwickelt. Trotz des abgebrochenen Okklusal-Teils des Trigonids ist an der Externseite eine deutliche Längskante des Protoconids erkennbar, sie ist jedoch schwächer als bei D_3 entwickelt.

Der Hypolophid-Innenschenkel ist weit nach vorn gebogen mit einem kleinen Häkchen am Ende; der Hypolophid-Außenschenkel ist weit nach lingual eingedreht, so daß die Talonidgrube weit und rundlich ausgebildet ist mit flachen Wänden und einer tiefen Rinne, die nach lingual abfällt. Die Außenfurche ist nur als flache, nicht sehr markante Längsrinne ausgebildet; ein Außencingulum fehlt.

3.3.11 Untere Incisiven

Die unteren I_2 von *Lartetotherium sansaniense* (Abb. 45C, 47C; Taf. 10, Fig. 1, 2) zeigen wie die der verwandten rezenten Art *Didermocerus sumatrensis* vermutlich nur einen sehr geringen Geschlechtsdimorphismus. Da aus Sandelzhausen nur vier isolierte I_2 vorliegen, von denen sich jeweils zwei in der Länge ähneln und Zähne in situ fehlen, ist in Bezug auf den Geschlechtsdimorphismus unklar, ob es sich bei diesen Zähnen nur um die normale Variabilität innerhalb der Art oder um einen sehr geringen Geschlechtsdimorphismus handelt. Die etwas größeren, d. h. längeren, eventuell männlichen Zähne sind nur geringfügig nach außen gebogen; die Labialseite ist nur schwach nach oben gekrümmt, die Lingualseite fast völlig flach.

Die Krone ist kurz, spitz-dreieckig, schaufelförmig und hat einen gerundeten Vorderrand. Der Querschnitt durch die Kronenbasis ist tropfenförmig und die Zähne sind mäßig stark abgekaut, deshalb sind zwei Abkauungsflächen erkennbar: Die eine Fläche zieht sich von der Basis entlang der mesialen Schneide bis nach apikal und zeigt eine zarte, aber deutliche Striation, die durch die Nahrungsaufnahme und den oberen I^1 herausgearbeitet wurde. Die zweite Abkauungsfläche zieht sich von der Basis entlang der disto-lingualen Schneide nach apikal und ist glatt poliert, hervorgerufen durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme. Die Wurzel ist direkt unterhalb der Krone nur sehr schwach abgeschnürt, mesio-lingual kann ein kurzer Cingulum-Riegel ausgebildet sein. Unterhalb der Krone hat die Wurzel einen breit-abgeflachten ovalen Querschnitt, der sich nach terminal stark verjüngt und fast kreisrund ausläuft. Unterhalb der Krone bis etwa zur halben Länge des Zahnes ist die Wurzel in der für *Lartetotherium* typischen Weise verdickt und verschmälert sich anschließend wieder bis zum Wurzelende. Die Labialseite zeigt eine deutliche, aber dünne Schmelzschicht, die auf der Lingualseite fehlt; dies ist ein Hinweis auf einen männlichen Zahn.

Die beiden anderen aus Sandelzhausen vorliegenden I_2 ähneln morphologisch sehr stark den oben beschriebenen Zähnen, sind aber deutlich kürzer. Die Zähne sind schwächer nach außen und oben gerundet; die Unterseite ist konvex, die Oberseite völlig plan. Auch die Krone ist kürzer, zeigt aber lingual eine zarte Schmelzschicht, was auf weibliche Zähne hindeutet. Es sind ebenfalls zwei Abkauungsflächen ausgebildet, wobei die mesio-linguale nur eine ganz zarte Striation erkennen läßt; die disto-linguale Abkauungsfläche ist glatt poliert. Unterhalb der Krone ist die Wurzel geringfügig, jedoch etwas stärker als bei den vorher beschriebenen Zähnen, abgeschnürt – ein weiterer Hinweis auf weibliche Zähne. Der Wurzel-Querschnitt ist breit-oval, verjüngt sich bis zum Wurzelende und ist dort fast kreisrund. Die Verdickung der Wurzel unterhalb der Krone ist sichtbar, aber nicht so stark wie bei den anderen beiden Zähnen (Männchen?).

Beschreibung und Diskussion der isolierten I_1

BSP 1959 II 414 (Taf. 7, Fig. 7): dieser Zahn unterscheidet sich morphologisch deutlich von den in Kapp. 3.1.11 und 3.2.11 beschriebenen. Die Wurzel ist rund, lang, stiftförmig und terminal abgesplittert; die Krone ist kurz, unabgekaut und rundlich. Der Zahnhals ist nur gering eingeschnürt, so daß Krone und Wurzel den gleichen Durchmesser haben. Dieser Zahn wird von HEISSIG (1972: 72) als linker I_1 von *Lartetotherium sansaniense* bestimmt, da die Wurzel zu dick ist für die bisher bekannten Alveolen von *Prosantorhinus germanicus*. HEISSIG beschreibt die Krone als schief-kugelig, stark geglättet, aber ohne Schliffspuren. Da dieser Zahn für einen I_1 von *Prosantorhinus germanicus* zu groß ist, und die I_1 von *Plesiaceratherium fahlbuschi* nicht bekannt sind, könnte es sich um einen I_1 von *Lartetotherium sansaniense* handeln; dI_1 und dI_2 sind bisher von *sansaniense* nicht bekannt.

Die folgenden Zähne ähneln sich in Größe und morphologischem Aufbau und gehören eventuell zur gleichen Art:

BSP 1959 II 5375 (Taf. 7, Fig. 12): Die Wurzel ist etwa 1 cm unterhalb der Krone abgebrochen, ist rund und geht ohne Abschnürung an der Basis in gleicher Stärke in die Krone über. Die Krone ist rundlich-kappenförmig, lingual und labial mit einer gleichmäßig dicken Schmelzschicht versehen, und die Spitze ist leicht schräg abgekaut. Die Wurzel ist etwas stärker und die Krone etwas höher als bei dem oben beschriebenen I_1 von *Lartetotherium sansaniense*, deshalb bleibt die Artzugehörigkeit und die genaue Zahnposition offen.

BSP 1959 II 5376 (Taf. 7, Fig. 11): die Krone ist rundlich, kegelförmig, zeigt rundum eine gleichmäßig starke Schmelzschicht und ist apikal schräg abgekaut. Der Zahnhals ist leicht abgeschnürt, die Krone etwas breiter als die knapp unter der Schmelzbasis abgebrochene, runde Wurzel. Die Krone hat ein sehr ähnliches Aussehen wie der Zahn 5375, auch die Größe dieses I_1 ähnelt den vorher beschriebenen Zähnen von *Lartetotherium sansaniense*.

3.3.12 *Lartetotherium sansaniense* an weiteren Fundstellen

Obere Süßwasser-Molasse (OSM)

Lartetotherium sansaniense ist außer in Sandelzhausen auch an weiteren Fundstellen der OSM vertreten, z. B.: Voggersberg,

Schierling (Ältere Serie), Stätzling bei Augsburg, Pfaffenzell bei Derching (Mittlere Serie), sowie Massenhausen bei Freising (Jüngere Serie). In München (BSP) befinden sich folgende Zahnreste von *Lartetotherium sansaniense* aus der OSM:

BSP 1974 I 21: P_1 dex, Feinsand Thannhausen; der Zahn ist stark abgekaut, etwas schmaler als ein P_1 aus Sandelzhausen, zeigt aber dieselben morphologischen Kronenmerkmale. Die Schmelzbasis an der Externseite verläuft jedoch horizontal, im Gegensatz zu den Stücken aus Sandelzhausen, wo sie außen gewellt verläuft. Ein weiterer deutlicher Unterschied ist die nur lingual zweigeteilte Wurzel von P_1 aus Thannhausen.

BSP 1976 VI 12: M^3 dex, Thannhausen; der Zahn ähnelt metrisch und morphologisch sehr stark den M^3 aus Sandelzhausen, Außen- und Innenseite sind völlig glatt, das Crochet ist das einzige vorhandene Sekundärelement. Einziger Unterschied: der M^3 aus Thannhausen hat ein stärkeres Außencingulum, das jedoch nur aus einem Knoten besteht, der recht kräftig an der Basis entwickelt ist; die M^3 aus Sandelzhausen zeigen einen großen und einen kleinen Cingulumknoten an der Außenwand.

BSP 1985 XIV 38: P_4 dex, Pfaffenzell bei Derching; der letzte Prämolar ist metrisch und morphologisch mit den P_4 aus Sandelzhausen vergleichbar.

Georgensgmünd

Lartetotherium sansaniense ist in Georgensgmünd in den Süßwasserkalken und -mergeln mit Sandlinsen nur sehr selten vertreten. H. v. MEYER (1834) läßt eine genaue Bestimmung seiner Zahnrelikte offen, bildet aber einige Zähne ab, bei denen es sich um *Lartetotherium sansaniense* handeln könnte: Der auf Taf. 3, Fig. 23 abgebildete I_2 ist etwas größer als ein I_2 aus Sandelzhausen, ähnelt aber diesen Zähnen in der morphologischen Ausbildung. Die Krone des I_2 aus Georgensgmünd ist ebenfalls kurz, die Wurzel läuft jedoch terminal breit-gerundet, bei den Sandelzhausener Exemplaren zugespitzt aus.

Der linke P_1 auf Taf. 4, Fig. 29 ist mit Sicherheit ein zu *Lartetotherium sansaniense* gehöriger Zahn: er ist etwas größer als die Sandelzhausener Exemplare, ähnelt diesen aber im morphologischen Aufbau. Im Gegensatz zu den P_1 aus Sandelzhausen hat der P_1 aus Georgensgmünd labial keine getrennten Wurzeln; P_1 aus Sandelzhausen zeigt labial wie lingual zwei deutlich getrennte Wurzeln.

Steinheim am Albuch

Aus den Süßwasserkalken dieser Fundstelle stammen zahlreiche Reste von *Lartetotherium sansaniense* sowie *„Dicerorhinus" steinheimensis.* Letztere Art wird Kap. 3.1.13 aufgeführt.

FRAAS (1870) erwähnt zuerst die Art *Rhinoceros sansaniensis* aus Steinheim und bildet Zähne ab (Taf. 3, Fig. 2, 4, 9). Es ist jedoch fraglich, ob es sich um Zähne dieser Art handelt, da sie ein für *sansaniense* unübliches Außencingulum zeigen (Fig. 2, 4) sowie eine starke hintere Protoconusfurche am M^2, die ebenfalls sonst nicht so stark auftritt (Fig. 9).

An den oberen Molaren (M^1, M^2) von *sansaniense* aus Steinheim sind keine Cingula vorhanden, das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet, Metaconusrippe und Mesostyl nur ganz schwach und flach erkennbar. Am M^3 von *sansaniense* aus Steinheim und Sandelzhausen ist das posteriore Cingulum in Form von zwei Knoten ausgebildet. Auch die oberen Prämolaren aus Steinheim zeigen kein Außen- und Innencingulum, die Metaconusrippe ist jedoch als kräftiger Wulst vorhanden. An den P^4 von *sansaniense* aus Sandelzhausen tritt lingual keine Brückenbildung auf; die Molaren zeigen vergleichbare morphologische Merkmale wie die Zähne aus Steinheim.

D^2 von *sansaniense* aus Steinheim: Metaloph und Protoloph liegen parallel und sind nur schwach geknickt, Innen- und Außencingulum fehlen, der Paraconus ist zur Mitte der Außenwand gerückt und bildet eine gleichmäßig starke Leiste von basal bis okklusal; die Metaconusrippe ist als Wulst angedeutet, aber schwach entwickelt. Der Protoloph ist nur basal mit dem Ectoloph verbunden, der Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus ist eng und V-förmig, das Crochet ist einfaltig und rundlich, die Crista schmal und lang ausgebildet; Furchen fehlen an Hypoconus und Protoconus. Bei D^2 von *sansaniense* aus Sandelzhausen liegen die beiden Querjoche nicht parallel, sondern konvergieren; der Protoloph ist auch okklusal – wenn auch nur durch eine schmale Verbindung – deutlich am Ectoloph angewachsen, des Weiteren ist die Metaconusrippe stärker entwickelt.

Die hinteren laktealen Prämolaren von *sansaniense* aus Steinheim und aus Sandelzhausen zeigen nur schwache Protoconus- und Hypoconusfurchen. Die morphologischen Merkmale der merkmalsarmen unteren Molaren und Prämolaren von *sansaniense* aus Steinheim und Sandelzhausen sind vergleichbar.

Am D_2 von *sansaniense* aus Steinheim ist das Paralophid geteilt und besteht aus zwei kurzen Häkchen. Der Metalophid-Außenschenkel ist lang und liegt parallel zur Längserstreckung des Kiefers, der Innenschenkel ist weit nach hinten gebogen und mit dem Entoconid verschmolzen, so daß die Talonidgrube allseitig geschlossen ist. Auch bei D_2 von *sansaniense* aus Sandelzhausen ist das Paralophid gespalten, die Talonidgrube aber nicht geschlossen. Auffällig am D_3 von *sansaniense* aus Steinheim ist die eher rundliche Anordnung der Joche im Gegensatz zu den D_3 von *sansaniense* aus Sandelzhausen, die in sehr scharfem Winkel geknickt sind.

Morphologische und metrische Merkmale der I_2 von *sansaniense* aus Steinheim und Sandelzhausen sind vergleichbar, letztere zeigen jedoch meist zarte Abkauungsstriemen. Die I_2 aus Steinheim zeigen ebenfalls die für *sansaniense* typische Verdickung im Wurzelbereich unterhalb der Krone. Eine Symphyse von *sansaniense* aus Steinheim mit $I_{1,2}$ sin und dex (Orig. zu ROGER 1900: 37, Taf. 1, Fig. 2) zeigt kleine, fast flach im Kiefer eingepflanzte I_2, nur die Krone ist etwas nach oben gebogen; auf den Abkauungsflächen der I_2 ist keine Striation erkennbar. Die Zähne liegen weit auseinander und lassen viel Platz für die I_1: deren Wurzel ist rund, die Krone hat einen etwas größeren Durchmesser und sitzt wie eine Kappe auf der Wurzel; die Krone ist jedoch an der Basis nicht abgeschnürt. Da aus Sandelzhausen kein vollständiger Unterkiefer mit beiden Ästen erhalten ist, kann bezüglich des Abstandes der I_1 und I_2 keine Aussage getroffen werden. Die wohl zu *san-*

sanienese gehörigen isolierten I_1 aus Sandelzhausen (Taf. 7, Fig. 7, 11, 12) ähneln stark dem hier beschriebenen I_1 in den morphologischen und metrischen Merkmalen.

Sansan

Die Art *sansaniensis* wurde von LARTET (1848) an Material (Schädel) aus Sansan definiert. CERDEÑO (1992a) bemerkt, daß das Typusmaterial aus Sansan im Vergleich mit dem spanischen Material dieser Art in der Bezahnung identisch ist, aber im postcranialen Skelett differiert. *Lartetotherium sansaniense* ist an keiner Fundstelle so reichlich vertreten wie dies z. B. bei den beiden anderen Sandelzhausener Nashorn-Arten der Fall ist; so kommt die Form zwar in Sansan vor, aber nicht in reichlichem Ausmaß.

Vergleich des Holotyps aus Sansan mit *sansaniense* aus Sandelzhausen: Unterkiefer-Reihe mit M_3 - P_1 dex sowie der Symphyse mit I_2 dex (abgebr.), I_2 sin, I_1 und I_2 (abgebr.): Die Unterkiefer-Molaren sowie die Prämolaren P_4 und P_3 stimmen metrisch und morphologisch mit denen aus Sandelzhausen überein. Am P_2 des Typusstückes ist der Metalophid-Innenschenkel so weit nach hinten gebogen, daß er mit dem Entoconid verschmilzt und dadurch die Talonidgrube allseitig geschlossen und trichterförmig ausgebildet wird; diese Ausprägung kommt in Sandelzhausen nicht vor. Des Weiteren ist der P_1 am Typusstück kürzer und schmaler als in Sandelzhausen; die Morphologie der P_1 ist an beiden Lokalitäten vergleichbar. Bezüglich der Incisiven am Typusstück kann wenig ausgesagt werden, da der rechte Zahn unterhalb der Krone, der linke im Kronenbereich abgebrochen ist und am Abguß keine Feinstrukturen (z. B. eine Striation) erkennbar ist. Der Querschnitt der I_2 des Typusstückes ist breit-gerundet und stimmt mit dem der I_2 aus Sandelzhausen überein. OSBORN (1900) ist der Meinung, daß es sich bei dem Typusmaterial (Schädel und Unterkiefer) um ein männliches Tier aufgrund der gut entwickelten Hörner handelt. Die unteren Incisiven werden von ihm nicht ausdrücklich als männliche Zähne genannt. Anhand der UnterkieferIncisiven aus Sansan ist nicht feststellbar, ob es sich um ein männliches oder weibliches Tier handelt, da die Zähne beider Geschlechter mehr oder weniger denselben Durchmesser besitzen und der Geschlechtsdimorphismus vermutlich nur sehr gering ausgeprägt war; dieselben Kriterien wurden in Sandelzhausen beobachtet und können erst gelöst werden, wenn männliche und weibliche untere Incisiven in situ gefunden werden.

Zwischen den I_2 am Typusmaterial ist genügend Platz für die relativ großen I_1 vorhanden, die zwar abgebrochen sind, aber kreisrunde Alveolen mit einem Durchmesser von 7mm zeigen, der exakt dem Durchmesser des einzigen aus Sandelzhausen vorliegenden I_1 entspricht; I_1-Alveolen aus Sandelzhausen sind unbekannt. Das Unterkiefer-Zahnmaterial aus Sansan und Sandelzhausen ist somit nahezu identisch.

Auch die Oberkiefer-Zähne des Typusmaterials (M^3 - P^2 sin und dex) stimmen metrisch und morphologisch bis auf geringfügige Abweichungen mit den Zähnen aus Sandelzhausen überein. Unterschiede: der M^3 aus Sansan zeigt ein stärkeres posteriores Cingulum, das als kurzer, aber kräftiger Riegel postero-lingual etwas oberhalb der Basis ausgebildet ist; M^3 aus Sandelzhausen zeigt ein aus zwei ungleich großen Knoten bestehendes hinteres Cingulum. Bei diesen kleinen Unterschieden kann es sich aber um die natürliche Variabilität innerhalb der Art handeln. Durch die stärkere Abkauung der Prämolaren aus Sansan kommt es an P^1 - P^2 zu einer lingualen Verschmelzung zwischen Hypoconus und Protoconus, so daß der Medisinus geschlossen wird; diese Bildung ist in Sandelzhausen nicht zu beobachten. Die oberen P^1 und I^1 beider Lokalitäten können nicht miteinander verglichen werden, da sie am Typusschädel fehlen.

Ein weiterer Unterkiefer von *sansaniense* aus Sansan mit P_1 - P_3 dex, P_1 - P_3 und M_1 - M_3 sin, Symphyse mit I_1 - und I_2 -Alveolen wurde mit dem Material aus Sandelzhausen verglichen: der P_1 ist zweiwurzelig, die morphologischen Merkmale stimmen mit denen der P_1 aus Sandelzhausen überein, der P_1 aus Sansan ist jedoch kürzer und auch etwas schmaler. Der P_2 aus Sansan ist genauso groß wie ein P_2 aus Sandelzhausen und zeigt im Trigonidbereich vergleichbare morphologische Merkmale, d. h. die Protoconidfalte ist ausgebildet und das Protoconid steht als deutliche Leiste über die Außenfurche vor; der Talonidbereich ist jedoch abnormal ausgebildet, da der Hypolophid-Innenschenkel gespalten ist, d. h. Entoconid und Hypoconulid einen spitzen, nach hinten geöffneten Winkel bilden; hierbei muß es sich um eine einmalige, abnorme Bildung handeln, da sie nur an diesem einen Zahn beobachtet wurde.

Der P_3 zeigt die für diese Zahnposition typischen Merkmale, die in derselben Weise bei den P_3 in Sandelzhausen ausgebildet sind: fehlendes Außen- und Innencingulum, V-förmige und tiefe Außenfurche, deutlich erkennbare Protoconidfalte. Auch die Molaren dieses Stückes aus Sansan sind mit denen aus Sandelzhausen vergleichbar.

Die Alveolen der abgebrochenen I_2 zeigen jedoch einen für *sansaniense* sonst unüblichen, d. h. recht runden Querschnitt; die I_2 aus Sandelzhausen sind durchweg von flach-breit-gerundetem Querschnitt. Alle anderen Merkmale an diesem Unterkiefer aus Sansan sprechen jedoch für die Zugehörigkeit zu *sansaniense*, so daß es sich bei den hier sehr runden Querschnitten wohl um die natürliche Variabilität innerhalb der Art handeln wird. Die Alveolen der I_1 haben genau denselben kreisrunden und auch metrisch identischen Querschnitt wie der aus Sandelzhausen vorliegende I_1.

Die morphologischen Merkmale der D^2 aus Sansan sind mit denen der D^2 aus Sandelzhausen vergleichbar, die Zähne aus Sansan sind jedoch etwas größer. Der zur Mitte der Außenseite gerückte Paraconus ist bei den D^2 an beiden Fundstellen in der für die Art typischen Weise als starker und markanter Wulst ausgebildet.

Abschließend kann gesagt werden, daß die Zähne von *Lartetotherium sansaniense* von weiteren Fundstellen der OSM metrisch mit den Zähnen aus Sandelzhausen übereinstimmen; in der Ausbildung der morphologischen Merkmale kommt es zu kleinen Abwandlungen. Die P_1 und I_2 aus Georgensgmünd sind größer als in Sandelzhausen, die morphologischen Merkmale der Molaren und Prämolaren beider Fundstellen sind vergleichbar. Die morphologischen Merkmale der Molaren und Prämolaren aus Steinheim und Sandelzhausen sind sich sehr

ähnlich, in der morphologischen Ausbildung von D_2 und D^2 beider Fundstellen bestehen jedoch Unterschiede.

Fazit: Ober- und Unterkieferzähne von *sansaniense* zeigen in Sansan und Sandelzhausen – bis auf geringfügige Abweichungen an P_1 und P_2 – vergleichbare metrische und morphologische Merkmale und sind am Gebiß nur sehr schwer unterscheidbar.

Lartetotherium sansaniense an weiteren Fundstellen: In den Braunkohlen der Steiermark ist die Art eine der häufigsten Formen; in den fluviatilen Schottern des Wiener Beckens ist die Art sehr selten vertreten; aus den Regensburger Braunkohlen liegt auch nur ein Stück vor. Spaltenfüllungen im verkarsteten Jura von La Grive enthalten nur äußerst selten Relikte von sansaniense. Auch an den Fundstellen La Romieu, Baigneaux-en-Beauce, Saint-Frajou und Bézian à la Romieu ist die Art sehr selten.

3.3.13 Weitere Arten im Vergleich mit *Lartetotherium sansaniense*

„*Dicerorhinus*" *steinheimensis* (Jager, 1835)

Historischer Überblick: Jager (1835: 69) stellt anhand von Zahn- und Knochenmaterial aus den Süßwasserkalken bei Steinheim die neue Art *steinheimense* auf, da er es für nötig befindet, die kleineren Reste aus Steinheim von *Rh. minutus* aus Moissac zu trennen.

Fraas (1870: 15) beschreibt zwar die in Steinheim auftretende kleine und seltene Nashorn-Art *steinheimense*, die kleiner ist als die von Cuvier (1822) beschriebene Art *Rh. minutus* aus Moissac, er meint jedoch, daß zur Begründung einer neuen Art das Größenverhältnis allein nicht ausreicht. Fraas bleibt deshalb weiterhin bei der Bezeichnung *Rh. minutus* Cuvier. Fraas (Taf. 3, Fig. 1, 10) bildet ein linkes Unterkiefer-Bruchstück mit Milchbezahnung sowie einen oberen D^{3-4} ? ab; um welche Art es sich dabei handelt ist unklar.

Roger (1898: 29ff.) schlägt vor, den Sammelbegriff *Rh. minutus* vorläufig auf die von Cuvier (1822) beschriebenen Reste von Moissac zu beschränken und für die Stücke der besonders kleinen Form aus Sansan die Bezeichnung *Rh. steinheimensis* (Jager) zu verwenden. Osborn (1900: 259ff.) führt an, daß im Obermiozän von Steinheim und La Grive St.-Alban die kleine Art *Rh. steinheimensis* vorkommt. Er bemerkt, daß das beste Stück von *steinheimensis*, eine Oberkiefer-Zahnreihe aus Steinheim, in Stuttgart (Nr. 6032) vorliegt: der P^1 ist recht einfach, P^2 zeigt eine Crista und ein kleines Antecrochet, P^3 zeigt ein deutliches Crochet; P^{3-4} unterscheiden sich von den Molaren durch das Fehlen einer Furche am Antecrochet. Die Molaren zeigen eine Crista, ein reduziertes Antecrochet sowie ein starkes Crochet.

Teppner (1915: 19ff.) schließt sich der Meinung von Roger bezüglich der Arten *steinheimense* und „*minutus*" an und faßt unter dem Namen *Diceratherium steinheimense* diejenigen steirischen Reste (Göriach und Leoben) zusammen, die bisher als *Aceratherium minutum* und als *Diceratherium steinheimense* aufgeführt wurden. Teppner schlägt ebenfalls vor, als *Rh. minutus* nur die von Cuvier beschriebenen Reste aus Moissac zu bezeichnen und die Benennung *Rh. steinheimense* (Jager) nur für die kleine Form aus Sansan zu verwenden. Ob es sich bei dem von Teppner (Taf. 2, Fig. 5) als *Diceratherium steinheimense* abgebildeten Unterkiefer mit laktealer und definitiver Bezahnung wirklich um diese Art handelt, kann anhand des Fotos nicht beurteilt werden.

Viret (1951) diskutiert die Stellung der Art *steinheimensis* und bemängelt, daß es zur Gewohnheit geworden ist, mit dem Namen *steinheimensis* ein kleines miozänes Nashorn von niedriger Statur zu verbinden, das noch unvollständig bekannt ist. Viret (1951) bemerkt, daß in der älteren Literatur unter dem Namen *Rh. minutus* sämtliche Nashornreste von kleiner Größe eingeordnet werden. Es gibt jedoch nicht nur eine kleine miozäne Nashorn-Art und diese sollten nicht mit den kleinen oligozänen Formen verwechselt werden. Viret ist nicht der Meinung, daß das von Osborn bezeichnete Typusstück (Oberkiefer Nr. 6032) aus Steinheim in Stuttgart zu *steinheimensis* zu stellen ist. Wenn dieser Oberkiefer nicht von *D. simorrensis* zu unterscheiden ist, dann gehört er laut Viret ohne Zweifel dieser Art an. Die Reste aus La Grive stellt Viret zu *Rh. steinheimensis*, da die Zähne durch ihre Zierlichkeit auffallen. Da jedoch Schädel und postcraniales Skelett fehlen, ist eine genaue Bestimmung der Art *steinheimensis* laut Viret nicht möglich.

Heizmann (1973) übernimmt die Faunenliste von Fraas (1870):

Bestimmung nach Fraas: *Rhinoceros minutus*
Neue Bestimmung nach Heizmann: *Diceratherium steinheimense* bzw. *Didermocerus steinheimensis*.

Guérin (1980) charakterisiert die Art *Dicerorhinus steinheimensis* (Jager): Es handelt sich um ein Nashorn von kleiner bis sehr kleiner Gestalt, der Schädel ist unbekannt. Die Art wurde in Steinheim definiert (MN 7) und existiert noch

MN-Zonierung nach Mein	Deutschland	Frankreich	Spanien
MN 11	Dorn-Dürkheim •		
MN 10		Montredon •	
MN 9	Eppelsheim •		Can Llobateres •
MN 7/8	Steinheim ♦ *	La Grive * ♦?	
MN 6	Georgensgmünd *	Sansan *	
MN 5	Sandelzhausen *		
MN 4b		Bézian à la Romieu * Baigneaux *	

* *Lartetotherium sansaniense*
♦ „*Dicerorhinus*" *steinheimensis*
• *Dihoplus schleiermacheri*

Tab. 106: Stratigraphische Tabelle zu den Fundorten der Gattung *Lartetotherium* und verwandter Formen.

bis in Zone MN 9; die Synonymie ist bei VIRET (1951) veröffentlicht. Die Art ist rar und selten zitiert. Geographische Verbreitung: Spanien, Frankreich, Deutschland. Stratigraphische Verbreitung: oberes Astaracium (MN 7 und MN 8) bis unteres Vallesium (MN 9). Wenige Reste sind aus Steinheim und La Grive bekannt. GUERIN (1980) ist der Meinung, daß die Backenzähne von *steinheimensis* die Unter-Gattung *Dicerorhinus* charakterisieren: Die oberen Molaren und Prämolaren besitzen immer ein Crochet, Crista und Antecrochet fehlen. Entwicklungstendenzen: die M^3 behalten ihre Größe, bei den oberen Prämolaren ist jedoch eine Größenzunahme vom Astaracium zum Vallesium zu beobachten. Die Schlußfolgerungen von GUERIN bezüglich *Dicerorhinus* (*Dicerorhinus*) *steinheimensis*: es handelt sich um einen *Dicerorhinus* von sehr kleiner Statur. Schädel, Kiefer und Vordergebiß sind unbekannt. Biotop: es handelt sich um ubiquiste Tiere, d. h. sie sind an keinen bestimmten Lebensraum gebunden, bevorzugen aber feuchte Waldregionen.

HEISSIG (1984) weist daraufhin, daß die Stellung von „*Didermocerus*“ *steinheimensis* noch recht problematisch ist, da der größte Teil der Gebißmerkmale für einen Angehörigen der Rhinocerotini spricht, jedoch auch neben der geringen Körpergröße noch ursprünglichere Merkmale auftreten. Schädel und Skelett sind unbekannt; die Art ist bisher auf Süddeutschland und Österreich beschränkt. Nach der Beschreibung von HEISSIG (1984) sind die oberen Molaren von *steinheimensis* sehr klein, extrem niederkronig, mit sehr tief eingeknicktem Metaconus und besitzen kein Außencingulum. Desweiteren besitzt die Art noch eine sehr weit nach hinten vorspringende Fortsetzung des Ectolophs; eine linguale Brücke zwischen den Innenhöckern ist besonders häufig. Die oberen Backenzähne sind klein, besitzen eine starke Metaconusrippe sowie ein Innencingulum. Die unteren Molaren sind ebenfalls klein mit sehr tiefer Außenfurche. Der P_2 besitzt ein nur schwach nach lingual gerichtetes Paraconid, die Rinne in der Talonidgrube reicht bis fast zur Kronenbasis. Die I^1 sind unbekannt, die I_2 besitzen eine kurze schaufelförmige Krone; eventuell handelt es sich auch um die weiblichen Zähne von *sansaniense* ?

PROTHERO & SCHOCH (1989) erwähnen nur kurz *Dicerorhinus steinheimensis* aus dem Astaracium und dem unteren Vallesium von W-Europa, das ihrer Meinung nach das kleinste je bekannte Nashorn aus dem Neogen gewesen sein könnte; „Verzwergung“ wurde jedoch nie beobachtet an Nashörnern der Alten Welt.

Diskussion: Die Zähne von *steinheimensis*, die von der Autorin untersucht wurden, sind die kleinsten von den bisher in dieser Arbeit beschriebenen Zahnresten und deshalb anhand der metrischen Merkmale nicht mit *Lartetotherium sansaniense* vergleichbar. Morphologische Zahnmerkmale: Bei den unteren Molaren von *steinheimensis* von verschiedenen Fundorten der OSM ist das Talonid etwas kürzer als das Trigonid; bei den unteren Molaren von *sansaniense* aus Sandelzhausen sind Talonid und Trigonid gleich lang. Die Knickung der Joche im stumpfen Winkel ist bei beiden Arten ähnlich ausgebildet ebenso wie ein schwach vorhandenes anteriores und posteriores Cingulum und das fehlende labiale und linguale Cingulum.

Bei den unteren Prämolaren von *steinheimensis* verläuft vom Ausgang der Talonid-Grube bis fast zur Schmelzbasis eine deutliche Rinne, die bei *sansaniense* fehlt. Während der vordere Zahnteil von P_2 bei *steinheimensis* reduziert ist (d. h. das Paralophid fehlt), besitzt der P_2 von *sansaniense* ein voll entwickeltes, senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers, d. h. rechtwinklig nach lingual umgeknicktes Paralophid. Die Symphyse von *steinheimensis* ist sehr kurz und schmal, die Alveolen der I_2 sind sehr flach, breit-oval und liegen so nahe beieinander, daß kein Platz mehr für die I_1 bleibt. HEISSIG (1984) vermutet, daß die auffällig enge Stellung der I_2 entweder für einen Sexualdimorphismus spricht, der bei den Rhinocerotini sonst fehlt oder für eine sehr stark abweichende Spezialisierung. Der Wurzelquerschnitt der I_1 von *sansaniense* aus Sandelzhausen ist breit-oval, Symphysen liegen jedoch nicht vor, d. h. es ist noch nicht bekannt ob die I_1 zwischen den I_2 saßen oder auf die Unterseite gerückt sind.

Die Stücke von *Dicerorhinus steinheimensis* aus Steinheim zeigen vergleichbare metrische und nur geringfügige Abweichungen in der Ausprägung der morphologischen Merkmale im Vergleich mit den Zähnen von *steinheimensis* aus der OSM. An den Zähnen aus Steinheim ist labial und lingual eine zarte Anwachsstreifung erkennbar; labiales und linguales Cingulum fehlen wie bei den Stücken aus der OSM, die Protoconidfalte ist an den Zähnen der OSM und in Steinheim stark ausgeprägt. Der D_2 von *steinheimensis* besitzt eine kompliziertere Kronenmorphologie als der D_3: Das Metaconid ist soweit nach hinten gebogen, daß es mit dem Entoconid verschmilzt und die Talonidgrube dadurch geschlossen und trichterförmig ausgebildet wird. Am D_3 ist das Paralophid gespalten, eine Protoconidfalte deutlich erkennbar. Ein gespaltenes Paralophid ist auch am D_3 von *Lartetotherium sansaniense* ausgebildet, eine geschlossene Talonidgrube fehlt jedoch meist.

Der Protoloph am P^1 von *steinheimensis* fehlt ebenso wie bei *sansaniense*; während jedoch bei *sansaniense* am D^2 ein labiales Cingulum fehlt, ist es bei *steinheimensis* in Form eines Zapfens zwischen Hypoconus und Protoconus entwickelt. Gemeinsamkeiten in der Ausbildung von morphologischen Merkmalen bei *steinheimensis* und *sansaniense*: An der Außenseite ist der Paraconus bis zur Mitte gerückt und bildet eine starke Rippe. Furchen an Hypoconus und Protoconus sind nicht ausgebildet.

Schlußfolgerung: Bei „*Dicerorhinus*“ *steinheimensis* handelt es sich um ein Nashorn von sehr kleiner Gestalt, dessen Schädel und obere Incisiven noch unbekannt sind. Der größte Teil der Gebißmerkmale spricht zwar laut HEISSIG (1984) für einen Angehörigen der Rhinocerotini, jedoch treten neben der geringen Körpergröße auch noch ursprünglichere Merkmale auf; die Autorin stimmt der Meinung von HEISSIG zu, daß es sich bei *steinheimensis* um einen Vertreter der Rhinocerotini handelt wegen einiger vergleichbarer morphologischer Merkmale. Auf Grund der geringen Größe kann die Art jedoch nicht zur Gattung *Lartetotherium* (MN 4 - MN 9) gestellt werden.

Diboplus schleiermacheri (KAUP, 1832-1834)

Historischer Überblick: KAUP (1834: 33ff.) stellt anhand eines Schädels (KAUP 1832: Taf. 10, Fig. 1, 1a) aus

Eppelsheim (MN 9) die neue Art *Schleiermacheri* auf, benannt nach seinem Freund, Geheimrat M. SCHLEIERMACHER. KAUP (1832: Taf. 11, Fig. 1, 2) bildet zwei obere isolierte I^1 ab, beschreibt die Zähne aber nicht in seinem Werk 1834, sondern gibt nur die Maße an. KAUP (1854: 1-7) überarbeitet die von ihm 1832 und 1834 beschriebenen Nashornreste aus Eppelsheim, bestätigt oder korrigiert seine vorherigen Bestimmungen, beschreibt Relikte von *Rh. schleiermacheri* und bildet Stücke dieser Art ab (Taf. 1, Fig. 3, 4; Taf. 3, Fig. 1-8; Taf. 5; Taf. 10, Fig. 1, 1a). H. v. MEYER (1834: 62ff.) erwähnt nur kurz den von KAUP als *Rh. Schleiermacheri* bestimmten Schädel aus Eppelsheim, vergleicht seine Reste aus Georgensgmünd mit den Arten *incisivum* und *schleiermacheri* aus Eppelsheim und gibt Längen- und Breitenmaße einiger Zähne an. JAGER (1835: 36) erwähnt *Rh. schleiermacheri* nur kurz im Rahmen seiner Vergleiche.

Auch PETERS (1870) vergleicht seine Stücke aus Eibiswald mit *Rh. schleiermacheri* und ist der Meinung, daß die Schädel aus Eibiswald nicht zu *Rh. schleiermacheri*, sondern zur Art von Sansan gehören. BRANDT (1878: 48-50) stellt in seinem lateinischen Werk für die Art *Schleiermacheri* die neue Gattung *Dihoplus* auf, die als gültiger Name für diese Art verfügbar ist.

GUERIN (1980) geht detaillierter auf die Art *Dicerorhinus schleiermacheri* ein und vergleicht sie mit den Arten *sansaniensis* und *steinheimensis*. Die Art wurde in Eppelsheim (MN 9) definiert und kommt bis zum Ende des Turoliums (MN 13) vor. Die Synonymieliste zu dieser Art ist sehr lang, da die Art oft in der Literatur genannt wird. Sie ist selten in West-Europa (Spanien; Frankreich: Montredon, Lyon-Croix Rousse; Deutschland: Eppelsheim) und aus Ost-Europa (Pikermi, Samos) nicht beschrieben. Die Art ist relativ häufig, aber nie sehr reichlich an den verschiedenen Fundstellen.

Evolutionstendenzen nach GUERIN (1980): vom Vallesium zum Turolium werden der letzte untere Prämolar und die ersten beiden unteren Molaren kürzer und schmaler. Zur Phylogenie äußert sich GUERIN: *D. schleiermacheri* ist viel größer als der *Dicerorhinus*, der vorher in W-Europa auftrat; er zeigt auch modernere Merkmale und tritt schließlich in der Zone MN 9 zeitgleich mit *D. sansaniensis* und *D. steinheimensis* auf; ein asiatischer Vorfahre wäre denkbar.

GUERIN (1988) beschreibt die vier Rhinocerotiden der Fundstelle Montredon (MN 10) zu denen auch die Art *schleiermacheri* gehört; GUERIN gibt die Hauptfundorte der Art an:

Im unteren Vallesium: Spanien (Can Llobateres); Frankreich (Lyon-Croix Rousse); W-Deutschland (Eppelsheim und Esselborn); Schweiz (Charmoille).

Im oberen Vallesium: Spanien (Masia del Barbo); Frankreich (Soblay); Österreich (Wien).

Im Turolium: Spanien (mehrere Fundstellen); Frankreich (Mont Luberon); Deutschland (Dorn-Dürkheim).

Bereits 1980 zeigte GUERIN drei aufeinanderfolgende Evolutionsstadien der Art auf:

Stadium I: primitive Form der Art in Zone 9
Stadium II: ob. Vallesium, Größenverminderung
Stadium III: Turolium, die Form wird sehr voluminös.

Die Reste aus Montredon sind von mittlerer Größe und entsprechen dem 2. Stadium, also Zone 10.

GERAADS (1988) bemerkt, daß eine kladistische Analyse der behornten Rhinocerotiden zeigt, daß *Dihoplus schleiermacheri* aus Eppelsheim die primitivste Form unter den behornten Rhinocerotiden darstellt. Da *schleiermacheri* nicht mit den Gattungen *Lartetotherium* und *Dicerorhinus* verknüpft werden kann, weist GROVES (1983) daraufhin, daß BRANDT (1878) für diese Form den Gattungsnamen *Dihoplus* aufgestellt hat. CERDEÑO (1992a) hält es für möglich, daß *Dicerorhinus schleiermacheri* mit *Lartetotherium* verwandt sein kann. CERDEÑO (1995) synonymisiert: „*Dicerorhinus*“ *schleiermacheri* = *Lartetotherium schleiermacheri*. CERDEÑO (1997) beschreibt die drei in Dorn-Dürkheim auftretenden Rhinocerotiden; eine der drei Arten ist *Lartetotherium schleiermacheri*.

Diskussion: Die beiden I^1 (KAUP 1832, Taf. 11, Fig. 1, 2) unterscheiden sich etwas in der Größe – ob dies auf einen Geschlechtsdimorphismus hindeutet, ist unbekannt – die Morphologie der beiden Zähne ist vergleichbar. Die beiden abgebildeten I^1 ähneln keinem der in Sandelzhausen bekann-

	Dihoplus schleiermacheri	*Lartetotherium sansaniense*
Stratigraphische Verbreitung	MN 9 - MN 13	MN 4 - MN 9
Hornausbildung	zwei Hornansatzstellen	eine Hornansatzstelle
I^2	vorhanden	nicht nachgewiesen
I^1	mit ganz flacher, schmaler und langer Krone, eine Spitze bleibt im vorderen Zahnteil nicht stehen; Wurzel endet terminal breit-gerundet	Krone flach, lang und schmal, eine markante Spitze bleibt im vorderen Zahnteil stehen; Wurzel kurz, nach hinten geneigt, endet terminal spitz-zugerundet
P^3	Hypoconus und Protoconus lingual verschmolzen	Verschmelzung fehlt
D^2	mit deutlichem Mesostyl; Crista und Crochet verschmolzen; Protoloph ist nur an der Crista, nicht am Ectoloph angewachsen	Mesostyl fehlt; Sekundärelemente nicht verschmolzen; Protoloph ist am Ectoloph angewachsen
I_2	zeigt in mesialer Ansicht durch schwache Krümmung, Größe und terminal abgerundete Wurzel Ähnlichkeit mit I_2 von *sansaniense* aus Sandelzhausen	zeigt unterhalb der Krone die für *sansaniense* typische Verdickung, die *schleiermacheri* fehlt
P_1	klein, einwurzelig	groß, zweiwurzelig

Tab. 107: Unterscheidungs-Kriterien von *Dihoplus schleiermacheri* und *Lartetotherium sansaniense* (Sandelzhausen).

ten I^1. Die von KAUP abgebildeten I^1 haben eine ganz flache, schmale und lange Krone, die Wurzel endet terminal breitgerundet und nur die Vorderkante der Wurzel ist nach hinten geneigt. Da die Krone auf ganzer Fläche abgekaut wird, bleibt keine Spitze im vorderen Bereich stehen.

Die Oberkiefer-Molaren und Prämolaren (KAUP 1832: Taf. 11, Fig. 4-6; Taf. 12, Abb. 2, 4-6) ähneln nach KAUP denen von *Rh. incisivus*, unterscheiden sich aber von dieser Art durch die Größe (*schleiermacheri* ist größer als *incisicus*) und das Vorhandensein eines posterioren Cingulums in Form von 1-2 Knoten am M^3. KAUP beschreibt die Zähne und gibt Längen- und Breitenmaße an. Die von KAUP abgebildeten oberen Bakkenzähne – vor allem die Prämolaren – unterscheiden sich von allen bisher in dieser Arbeit beschriebenen Zähnen; sie sind auch bedeutend jünger: P^1 ist recht kurz, aber breit, der Protoloph fehlt, ein Innencingulum ist ausgebildet.

Am P^2 ist der Protoloph reduziert, d. h. er besteht nur noch aus einem kreisrunden Protoconus. Der Hypoconus ist weit nach postero-labial ausgezogen und berührt fast das Metastyl. Ein Innencingulum fehlt, ein Crochet ist schwach angedeutet. Hypoconus und Protoconus sind am P^3 lingual zu einer starken Brücke verschmolzen, so daß der Medisinus hoch geschlossen wird. Der Hypoconus ist nicht ganz so weit nach postero-labial ausgezogen wie am P^2; ein linguales Cingulum ist schwach angedeutet. Sekundärelemente: eine lange schmale Crista und ein breit-gerundetes Crochet, die sich fast berühren, sind vorhanden. Der P^4 zeigt sehr ähnliche morphologische Merkmale, der Hypoconus ist jedoch stärker als deutlicher Zapfen ausgebildet; ein Innencingulum ist ebenfalls angedeutet.

Die Molaren sind deutlich länger und zeigen keine linguale Brückenbildung; ein linguales Cingulum fehlt. Am M^1 sind eine starke vordere, eine schwache hintere Protoconusfurche, sowie eine starke vordere Hypoconusfurche erkennbar. Der Hypoconus ist hakenförmig weit nach postero-labial ausgezogen. Eine kurze schmale Crista sowie ein breit-gerundetes Crochet sind vorhanden. M^2 zeigt nur eine starke vordere und eine schwach angedeutete hintere Protoconusfurche; die Crista ist als mehrfacher Sporn ausgebildet, das Crochet steht länglich in den Medisinus vor. Protoconusfurchen sind auch am M^3 schwach erkennbar; ein Crochet sowie ein posteriorer kurzer Cingulum-Riegel sind ausgebildet.

Des Weiteren beschreibt KAUP (1834: 36ff.) die oberen laktealen Prämolaren und bildet sie ab (Taf. 11, Fig. 7; Taf. 12, Fig. 1, 3). Am D^2 ist ein deutliches Mesostyl und eine schwache Metaconusrippe erkennbar. Die Querjoche liegen parallel und sind weit nach hinten gerichtet. Crista und Crochet sind verschmolzen, der Protoloph ist nur an der Crista, nicht am Ectoloph angewachsen; anteriores, posteriores und linguales Cingulum bilden eine durchgehende Leiste; ein linguales Cingulum fehlt bei *Lartetotherium sansaniense* immer.

D^3 ähnelt morphologisch den Molaren; die Querjoche liegen parallel, Mesostyl und Metaconusrippe sind – ebenso wie die Furchen der Innenhöcker – schwach angedeutet. Das Crochet ist lang und schmal, ein Innencingulum in Form eines kleinen Riegels vorhanden. Der Ectoloph ist auf der Zeichnung von KAUP (Taf. 11, Fig. 7) sehr lang dargestellt und reicht über die posteriore Zahnseite hinaus. Furchen der Innenhöcker sind nicht erkennbar, ein Innencingulum fehlt, das Crochet ist lang und schmal.

Nach KAUP (1834) gibt es bei der Art *schleiermacheri* auf der Position des P^1 einen Milchzahnvorläufer, den er auf Taf. 12, Fig. 1 abbildet. KAUP kommt zu dieser Annahme, da sich der Milchzahn vom adulten Zahn durch das Vorhandensein eines Protolophs unterscheidet, der dem bleibenden Zahn fehlt (Taf. 11, Fig. 4). Da der Autorin keine P^1 von *schleiermacheri* vorliegen, kann nicht bewiesen werden, ob die Art auch einen D^1 besaß. Es ist jedoch möglich, daß der P^1 von *schleiermacheri* wie z. B. bei *Prosantorhinus germanicus* persistent war und der Zahn keinen Protoloph besaß wie bei *germanicus.*

Der von KAUP (1834, Taf. 11, Fig. 9) abgebildete I_2 dex ähnelt in der mesialen Ansicht sehr stark einem I_2 von *Lartetotherium sansaniense*. Die schwache Krümmung, die Größe und die terminal abgerundete Wurzel entsprechen sich; *Lartetotherium sansaniense* zeigt jedoch unterhalb der Krone die für diese Art typische Verdickung, die auf der Zeichnung von KAUP nicht erkennbar ist. Der gezeigte P_1 von *schleiermacheri* (Taf. 11, Fig. 8a, b) ist klein und von außen einwurzelig. *Lartetotherium sansaniense* besitzt einen großen P_1 und die Wurzel ist deutlich zweigeteilt.

Bei den unteren Milchzähnen (KAUP 1834, Taf. 11, Fig. 10, 10a; Taf. 12, Fig. 7) zeigt der D_2 eine allseits geschlossene, trichterförmige Talonidgrube (*sansaniense* aus Sandelzhausen nicht). Nach KAUP gibt es wohl auch im Unterkiefer auf der Position des P_1 einen Milchzahnvorläufer (Taf. 11, Fig. 10, 10a), der deutlich länger ist als der P_1 (Taf. 11, Fig. 8a, b). Ob es sich bei den Zähnen jedoch um dieselbe Art handelt, ist fraglich und kann auch schlecht beurteilt werden, da der Autorin – außer einem M^3 von *schleiermacheri* aus Eppelsheim – keine Stücke dieser Art vorliegen. Der von KAUP (1832: Taf. 10, Abb. 1) abgebildete Schädel von *Rh. schleiermacheri* zeigt deutlich den noch vorhandenen I^2; dieser Zahn ist von *sansaniense* aus Sandelzhausen bisher nicht belegt.

Laut KAUP (1854) war *Rh. schleiermacheri* ein zweihörniges Nashorn mit laktealen und adulten Schneidezähnen und läßt sich nur mit *Rh. sumatrensis* vergleichen, von dem es sich durch seine Größe unterscheidet. Von den fossilen Formen kann die Art *schleiermacheri* nur mit *Rh. sansaniensis* verglichen werden, von dem es sich durch die Statur, die nach KAUP $^1/_4$ größer ist, unterscheidet.

Nach OSBORN (1900: 260ff.) sind die Zähne des *Rh. schleiermacheri* von KAUP um $^1/_3$ größer als die von *R. steinheimensis*. Die Art *schleiermacheri* gleicht *R. sansaniensis* in folgenden Punkten: an den oberen Molaren ist das Antecrochet reduziert, die Crista ist als mehrfacher Sporn ausgebildet, das Crochet ragt weit in den Medisinus vor; Unterschiede: der erste untere Prämolar ist persistent (primitives Merkmal), sehr großes nasales und frontales Horn, an den oberen Molaren keine Postfossetten.

Nach Meinung von GUERIN (1980) handelt es sich bei *schleiermacheri* um ein Nashorn von großer bis sehr großer Statur. GUÉRIN (1980) beschreibt den I^1 als groß und gewaltig, der I^2 ist klein, aber noch vorhanden; der I_2 ist gut entwickelt, erreicht aber nicht die Stärke derer von *A. incisivum*. Eine

Beschreibung der oberen Milchzähne erfolgt bei GUERIN (1980: 224).

CERDEÑO (1997) bemerkt, daß die meisten Autoren die Gattung *Dicerorhinus* auf die lebende Art *D. sumatrensis* beschränken; des Weiteren wurden auch andere generische Taxa für fossile Formen benutzt, die zu dieser Gattung gestellt wurden (HEISSIG 1973, GROVES 1983). Die Art *Lartetotherium schleiermacheri* hat jedoch ihrer Meinung nach keine klare generische Zuschreibung, deshalb fuhr GUERIN (1988) fort, sie zu *Dicerorhinus* zu stellen, während sie CERDEÑO (1992, 1995) in die Gattung *Lartetotherium* einordnet. Ihre Schlußfolgerung: *Lartetotherium schleiermacheri* zeigt eine nahe Verwandtschaft mit der Form in Eppelsheim und dem spanischen Material dieser Art.

Auf Grund der unten aufgeführten Unterscheidungs-Kriterien sowie der größeren Statur von *schleiermacheri* gegenüber *sansaniense* ist die Autorin der Meinung, daß die Art *schleiermacheri* weder mit der Gattung *Dicerorhinus* noch mit der Gattung *Lartetotherium* verknüpft werden kann, sondern wie von BRANDT (1878) vorgeschlagen, zur Gattung *Dihoplus* gestellt werden sollte.

Während der letzten zwei Jahre wurden bei den Grabungen in Sandelzhausen zwei weitere Schädel von *Lartetotherium sansaniense* gefunden, so daß jetzt insgesamt drei Schädel dieser Art vorliegen, die alle nur eine Hornansatzstelle zeigen. Es stellt sich deshalb die Frage, ob die Art *sansaniense* aus Sandelzhausen zur Gattung *Lartetotherium* gestellt werden kann, da der Holotyp aus Sansan zwei Hornansatzstellen aufweist. Da Schädel im Rahmen dieser Arbeit nicht untersucht wurden, wird die Frage erst anhand von nachfolgenden Schädel-Untersuchungen und Vergleichen mit dem Holotyp beantwortet werden können.

Da von *Lartetotherium sansaniense* nicht genügend Zähne vorliegen, um biometrische Untersuchungen durchzuführen, werden die Zahnmaße für Vergleichszwecke nachfolgend aufgeführt.

Zahn-position	Länge [mm]	Breite [mm]	Vordere Breite [mm]	Diagonal-breite [mm]
M3 dex	35		42	45
M2 dex	40	42		
M1 dex	37	42		
P4 dex	31	40		
P3 dex	30	36		
M3 sin	36		42	44
M2 sin	40	42		
M1 sin	37	42		
P4 sin	31	40		
P3 sin	28	35		
P2 sin	25	30		
P1 sin	22	17		

Tab. 108: Längen- und Breitenmaße der Oberkieferzähne am Schädel (BSP 1959 II 5527) von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen.

► Tab. 109: Maßangaben zu den bearbeiteten, isolierten Zähnen von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen.

BSP 1959 II	Zahnposition	Lange [mm]	Breite [mm]	Vordere Breite [mm]	Diagonal-breite [mm]
4461	M sin	38		45,5	48
4484	M dex	39		46,5	46
4481	M sin	39		44	45
4462	M dex	40	45		
4464	M sin	42	50		
4466	M dex	41	47		
4473	P^4 dex	32	44		
4465	P^4 sin	32	44		
4458	P^4 dex	31	43		
4469	P^4 dex	35	45		
4453	P^4 sin	34	44		
4478	P dex	35	40		
4433	P^2 dex	26	30		
4958	P^1 sin	22	17		
4553	I^1 sin (weibl.?)	25	13		
4550	I^1 dex (weibl ?)	26	13		
4548	I^1 dex (weibl ?)	29	15		
5380	I^1 dex (weibl ?)	28	13		
4968	D^4 sin	36	34		
4969	D^4 sin	37	36,5		
4967	D sin	33	33		
4961	D dex	31	26		
4970	D sin	27	27		
4963	D sin	31	29		
4972	D dex	28	28		
4964	D dex	28	28		
4475	M dex	38	26		
4479	M sin	40	27		
4474	M sin	39	25		
4476	M dex	39	27		
4452	M_2 sin	37 5	26		
4448	M_2 sin	39	25		
4451	M_2 sin	36	24,4		
4472	M ? sin	39	25		
4444	M_1 ? dex	40	26,5		
4450	M_1 ? dex	38	28		
4449	M_1 ? dex	39 5	26		
4456	M_1 ? sin	32 5	24		
4455	M_1 ? sin	31	24		
4419	P_4 sin	30	24		
4429	P dex	29	22		
4446	P dex	28	21		
4426	P dex	28	20		
4445	P sin	28	21		
4430	P sin	26	18,5		
4428	P sin	25	17		
4425	P dex	26	17		
4454	P_1 sin	18	11		
4957	D sin	35	19		
4954	D dex	37	19		
4979	I sin (weibl ?)	22	16		
4978	I dex (weibl ?)	22	16		
4983	I sin (mannl ?)	24	17		
4980	I dex (mannl ?)	25	19		
4982	I dex (mannl ?)	24	18,5		
3068	I dex (weibl ?)	23	18		
4977	I dex (mannl ?)	22	18		
4981	I_2 dex (männl.?)	23	17 5		

BSP 1959 II	Zahnposition	Lange [mm]	Breite [mm]
4570	M_3 sin	40	27
	M sin	42	28
	M_1 sin	40	26
	P_4 sin	32	27
	P sin	30	25
	P_2 sin	26	16
	P_1 sin	19	12
4569	M dex	40	25
	M dex	36	24 5
	M_1 dex	36	24
	P_4 dex	32	25
	P dex	28	21
	P dex	23	16
	P_1 dex	18	12
412	M sin	43	27
	M sin	40	26
	M_1 sin	35	24
	P_4 sin	35	24
	P sin	32	22
	P sin	27	17

Tab. 110: Maßangaben der Einzelzähne innerhalb von Zahnreihen bei *Lartetotherium sansaniense* von Sandelzhausen.

BSP 1959 II	Zahnposition	BSP 1959 II	Zahnposition
4468	M3	4477	M3
4460	M3	4442	M2?
4459	M3	4438	M1?/P4
4483	M3	4438	P4
4463	M3	4431	P4
4467	M2	4420	P4
4440	P4	4439	P3/4?
4422	P4?	4441	P3/4?
4421	P3	4427	P3
4470	P3	4423	P3
4480	P3	4424	P2
4973	P2	4956	D4
4435	P2	4955	D3
4434	P2	4959	D2
4432	P2	4966	D2
4960	D4	4976	I2 (Geschlecht ?)
4962	D3	4974	I2 (Geschlecht ?)
4971	D2	4975	I2 (Geschlecht ?)
4482	M3?	4984	I2 (Geschlecht ?)

Tab. 111: Material-Liste der fragmentär vorliegenden Zähne von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen.

4. ZUR ÖKOLOGIE DER SANDELZHAUSENER RHINOCEROTIDEN

Bezüglich der ökologischen Ansprüche der Arten äußert sich HEISSIG (1972: 74ff.; 1984: 70ff.). Er weist daraufhin, daß mehrere Verfahrensweisen möglich sind, um Rückschlüsse auf das ökologische Verhalten fossiler Formen zu ziehen. *Lartetotherium sansaniense* ist die einzige Art, die noch einen rezenten, nahen Verwandten – *Dicerorhinus sumatrensis* – besitzt. Die ökologischen Ansprüche des Sumatra-Nashorns können daher als Richtschnur dienen; die morphologischen Unterschiede der fossilen Art müssen jedoch mit einbezogen werden. Da *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi* keine rezenten Verwandten besitzen, bleibt zur Untersuchung der ökologischen Ansprüche für diese beiden Arten nur die Möglichkeit, sie mit denselben Arten an anderen Fundstellen zu vergleichen, von denen bereits Vorstellungen zur Ökologie bestehen. Alle drei Arten besaßen brachydonte Backenzähne und waren somit laut HEISSIG nicht in der Lage, Steppengräser oder trockenes Buschwerk als Grundnahrung zu verwerten.

Die Molarisierung der Prämolaren bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* stellt eine modernere Entwicklung der sonst primitiven Art innerhalb der Aceratherini dar. Diese Molarisierung der Prämolaren findet sich laut HEISSIG vor allem bei unangepaßten Formen, wohingegen an trockene Klimate angepaßte Formen eine verzögerte Molarisierung der Prämolaren zeigen. Daher kann für *Plesiaceratherium fahlbuschi* ein feuchter Lebensraum angenommen werden.

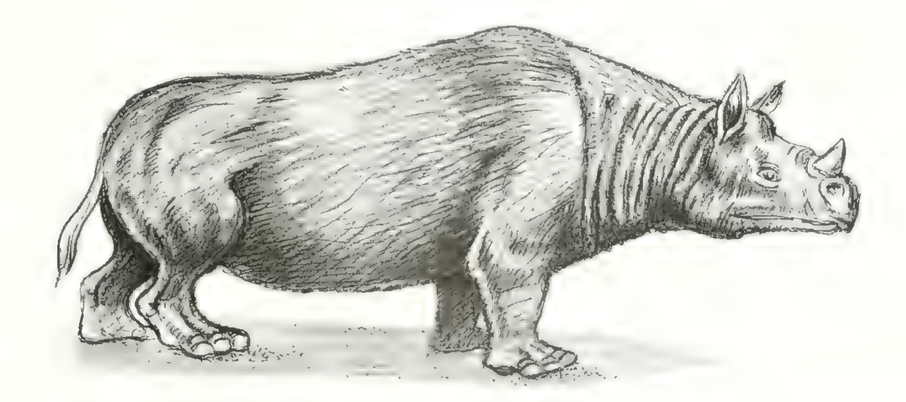


Abb. 87: Mögliches Erscheinungsbild von *Prosantorhinus germanicus* gezeichnet von HERMANN BECKER in Anlehnung an die Rekonstruktion der amerikanischen Gattung *Teleoceras* (in COX, DIXON, GARDINER & SAVAGE 1989). Die Gattung *Prosantorhinus* ist etwas näher mit *Teleoceras* verwandt, weshalb man für *Prosantorhinus* eine ähnliche Statur annimmt.



Abb. 88: So könnte *Plesiaceratherium fahlbuschi* ausgesehen haben; gezeichnet von HERMANN BECKER nach der Rekonstruktion des *Aceratherium incisivum* vom Howenegg von HANS LANZ.

Auch von *Prosantorhinus germanicus* wird vermutet, daß es sich um eine feuchtigkeitsliebende Form handelt, da die oberen Prämolaren eine Morphologie aufweisen, die auf saftige, weiche Nahrung hindeutet. HEISSIG führt an, daß das ursprünglich starke Innencingulum reduziert wird, die Molarisierung vollständig ist und sogar bis zur Divergenz der Joche führt. Eventuell weist auch die geringe Kronenhöhe der I^1 auf den geringen Widerstand hin, den die zu schneidende Nahrung bot.

Für die nie häufig vorkommende Art *Lartetotherium sansaniense* wird eine noch breitere ökologische Anpassung vermutet. Ihre rezente verwandte Form, *Dicerorhinus sumatrensis*, ist ein Vertreter des tropischen Regenwaldes und steigt auch hoch in bewaldete Gebirgsregionen auf. Im Gegensatz zum Sumatra-Nashorn hat *Lartetotherium sansaniense* eine niedrigere Zahnkrone und schlanke Extremitäten; diese primitiven Merkmale entsprechen dem geologischen Alter. Die völlige Reduktion des Innen- und Außencingulums und die weit fortgeschrittene Molarisierung der oberen Prämolaren sind modernere Merkmale; primitivere und weniger bedeutende Merkmale stellen die deutliche Entwicklung der Protoconusfurchen und des Antecrochets an den oberen Molaren dar, sowie die vollständige Ausbildung der unteren Prämolaren mit mittellangem Paralophid; *Dicerorhinus sumatrensis* verhält sich in diesen Merkmalen moderner. *Lartetotherium sansaniense*, die primitivste Art der Rhinocerotini, schließt sich eng an *Dicerorhinus sumatrensis* an, ist jedoch in den meisten Merkmalen primitiver, mit Ausnahme der Reduktion des hinteren Hornstuhles. *Dicerorhinus sumatrensis* besitzt ein verstärktes Nasenhorn und ein reduziertes Stirnhorn. Der Typusschädel von *Lartetotherium sansaniense* zeigt ebenfalls zwei deutliche Hornansatzstellen, wohingegen die mittlerweile drei aus Sandelzhausen vorliegenden Schädel dieser Art nur auf ein nasales Horn hindeuten. Verstärkung und Reduktion der Hörner sind jedoch ökologisch bedeutungslos. Beachtung findet, daß die Fundstellen in den Braunkohlen der Steiermark

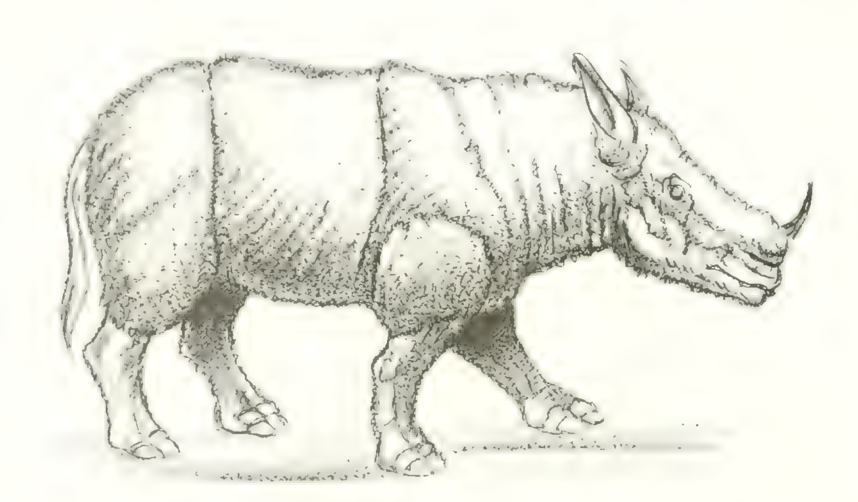


Abb. 89 Mögliches Erscheinungsbild von *Lartetotherium sansaniense*, gezeichnet von HERMANN BECKER in Anlehnung an ein Sumatra-Nashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*); das hintere Horn wurde jedoch weggelassen, da die Sandelzhausener Art - im Gegensatz zu *Lartetotherium sansaniense* aus Sansan - nur ein Horn besaß. *Lartetotherium sansaniense* ist die einzige der Sandelzhausener Nashorn-Arten, die noch einen rezenten Verwandten hat.

in Hoch- und Gebirgsregionen liegen, weshalb vermutet wird, daß *Lartetotherium sansaniense* die Lebensweise von *Dicerorhinus sumatrensis* gehabt haben könnte, d. h. in einem feuchten, bewaldeten und hügeligen Gelände lebte.

Plesiaceratherium fahlbuschi und *Lartetotherium sansaniense* gehören zu den allochthonen, eingeschwemmten Fossilresten, die von Bewohnern lichter, nicht zu trockener, üppiger Laubwälder mit reichem buschigen Unterholz der weiteren Umgebung stammen (Ferneintrag). Für *Prosantorhinus germanicus* wird angenommen, daß die Art autochthon, d.h. vor Ort, gelebt hat. Die Frage, warum es gerade an dieser räumlich eng begrenzten Stelle in Sandelzhausen zu einer länger anhaltenden Konzentration von Wirbeltierresten kam mit einer so hohen Zahl von Nashörnern und Jungtieren, ist noch nicht vollständig geklärt. Es wird jedoch davon ausgegangen, daß die hydrodynamischen Gegebenheiten mit jahreszeitlichen Schwankungen eine Ablagerung von Fossilresten im Strömungsschatten einer größeren Kiesbank ermöglichten.

DANK

Meinen verehrten Lehrern, Doktorvater Prof. Dr. V. FAHLBUSCH (Institut für Paläontologie und historische Geologie, München) sowie meinem „Doktorpaten" Prof. Dr. K. HEISSIG (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München) möchte ich für Ihr stetes Interesse und Ihre ständige Diskussionsbereitschaft während der Betreuung meiner Arbeit aufrichtig danken.

Meine Kolleginnen Frau Dr. U. GOHLICH (München) und Frau Dr. G. ROSSNER (Institut für Paläontologie und Historische Geologie, München) gaben hilfreiche Tips und standen zur Diskussion zur Verfügung.

Für die Betreuung während meiner Studienaufenthalte bedanke ich mich bei: Herrn Dr. B. ENGESSER (Naturhistorisches Museum, Basel), Herrn Dr. H. P. J. HEIZMANN und Herrn P. RIEDLE (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart), Mr. Prof. Dr. D. R. PROTHERO (Department of Geology, Occidental College, Los Angeles), Mr. J. P. ALEXANDER (Department of Vertebrate Paleontology, American Museum of Natural History, New York), Mr. Dr. F. HAASE (Department Biology, Bronx Community College of City University, New York), M. Prof. Dr. L. GINSBURG (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), M. F. CHEVRIER (Muséum des Sciences Naturelles, Orléans), M. J. L. POINTAL (Muséum d'Histoire Naturelle, Blois), M. P. WATELET (Muséum d'Histoire Naturelle, Tours), Mlle C. SUDRE, M. Dr. F. Duranthon, M. Dipl.-Géol. P. O. ANTOINE (Muséum d'Histoire Naturelle, Toulouse), M. Dr. C. GUÉRIN, M. A. PRIEUR (Université Claude Bernard Lyon I, Centre des Sciences de la Terre, Villeurbanne), M. Dr. M. PHILLIPE, M. F. VIGOUROUX (Muséum Guimet d'Histoire Naturelle, Lyon).

Frau Dr. N. BALLERSTADT (München) half bei den abschließenden Inventarisierungsarbeiten, Herr G. BERGMEIER (Institut für Paläontologie und historische Geologie, München) fertigte die Fotografien an, Herr Dipl.-Geol. H. W. FISCHER (Institut für Geowissenschaften LE, Paläontologie, Mainz) und Frau Dipl.-Biol. S. KORTENHAUS (Wiesbaden) gaben eine Einführung in die Zeichentechnik, Herr Dr. H. RICHTER und Herr R. BRANDENBURG (WIWEB, Wehrwissenschaftliches Institut für Werk-, Explosiv- und Betriebsstoffe, Erding) führten die Röntgenuntersuchungen an juvenilen Nashorn-Unterkiefern durch; die Antragstellung dazu übernahm Herr Dr. P. WELLNHOFER (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München). Herr Prof. Dr. K. P. SEILER, Herr Dr. KRETNER und Herr H. LANG (GSF Forschungszentrum, Institut für Hydrologie, Neuherberg, Oberschleißheim) führten Radioaktivitätsmessungen an Zahn- und Knochenmaterial durch. Herr Prof. WIESNER und Frau B. RAU (Tierpark Hellabrunn, München) ermöglichten eine intensive Beobachtung der indischen Panzernashörner bei der Nahrungsaufnahme.

Herr Dipl.-Kfm. WALTER STOTZ sowie Frau KATRIN HOFLER und Herr JONAS HOFLER sahen das Manuskript durch. Herr HERMANN BECKER zeichnete die Rekonstruktionen der drei Nashornarten.

Dem Präparatoren-Team der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München, danke ich für die langjährige Präparation des Nashorn-Materials aus Sandelzhausen und für die Anfertigung von Abgüssen.

Durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft wurde die finanzielle Unterstützung der Arbeit ermöglicht; Herr Prof. Dr. D. HERM (Institut für Paläontologie und Historische Geologie, München) stellte den Arbeitsplatz mit den erforderlichen Einrichtungen und Gerätschaften zur Verfügung.

5. LITERATUR

ABEL, O. (1910): Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas. – Abh. k. k. geol. R.-A., **20**: 1-52, Taf. 1-2; Wien.

ALBERDI, M. T., GINSBURG, L. & MORALES, J. (1981): Rhinocerotidae del yacimiento de los Vallés de Fuentidueña (Segovia). – Estud. Geol., **37**: 439-465, Madrid.

ANTOINE, P. O. (1997): *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp., nouvel élasmothère (Mammalia, Rhinocerotidae) du gisement miocène (MN 4b) de Montréal-du-Gers (Gers, France). Position phylogenetique au sein des Elasmotheriini. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **204**: 399-414, 1 Abb., 2 Tab., 3 Taf.; Stuttgart.

ANTOINE, P. O. & DURANTHON, F. (1997): Découverte de *Protaceratherium minutum* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le gisement Orléanien (MN 4) de Montréal-du-Gers (Gers). – Ann. Paléont. (Vert.-Invert.), **83**: 201-213, 3 Abb., 4 Tab.; Paris.

ANTUNES, M. T. & GINSBURG, L. (1983): Les rhinocerotidés du Miocène de Lisbonne. Systematique, écologie, paléobiogéographie, valeur stratigraphique. – Ciencias da Terra (UNL), **7**: 17-98, 31 Abb., 16 Taf.; Lisboa.

BALLESIO, R., BATTETA, J., DAVID, L. & MEIN, P. (1965): Mise au point sur *Aceratherium platyodon*, Mermier 1895. – Doc. Labor. Géol. Fac. Sci. Lyon, **9**: 51-80, 1 Abb., 8 Taf.; Lyon.

Blainville, H. M. D. de (1839-1864): Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles. – **1-4**: 717 S., 4 Atlanten mit 323 Taf.; Paris (Bailliere).

Brandt, J. F. (1878): Tentamen synopseos Rhinocerotidum viventum et fossilium. – Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg, 7, **26** (5): 66 S.; St. Petersbourg.

Butler, P. M. (1952a): The milk-molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. – Proc. zool. Soc., **121**: 777-817, 16 Abb.; London.

Butler, P. M. (1952b): Molarization of the premolars in the Perissodactyla. – Proc. zool. Soc., **121**: 819-837, 93 Abb.; London.

Cerdeño, E. (1986): El esqueleto postcraneal de *Lartetotherium sansaniensis* (Mammalia, Rhinocerotidae). – Estudios geol., **42**: 197-209, 6 Abb., 6 Tab., 2 Taf.; Madrid.

-- (1989): Revision de la sistematica de los Rhinocerontes del Neogeno de España. – Coll. Tes. Doct. Univ. Complud., **306/89**: 429 S., 17 Abb., 64 Tab., 51 Taf.; Madrid.

-- (1992): Spanish Neogene rhinoceroses. – Palaeontology, **35**: 297-308, 3 Tab.; London.

-- (1993): Etude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du Miocène Moyen de France. – Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4, C **15** (1-4): 25-77, 3 Abb., 9 Tab., 6 Taf.; Paris.

-- (1995): Cladistic Analysis of the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). – Amer. Mus. Novitates, **3143**: 25 S., 2 Abb., 5 Tab.; New York.

-- (1996a): *Prosantorhinus*, the small teleoceratine rhinocerotid from the Miocene of Western Europe. – Geobios, **29**: 111-124, 5 Abb., 6 Tab., 3 Taf.; Villeurbanne.

-- (1996b): *Lartetotherium* (Rhinocerotidae) en la fauna con *Hispanotherium* del mioceno medio de La Retama, Cuenca, España. – Rev. Esp. Paleont., **11** (2), 193-197, 1 Taf.; Madrid.

-- (1997): Rhinocerotidae from the Turolian site of Dorn-Dürkheim 1 (Germany). – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **197**: 187-203, 3 Abb., 17 Tab., 2 Taf.; Frankfurt a.M.

Cerdeño, E. & Alcalá, L. (1989): *Aceratherium alfambrense* n. sp., nuevo rhinocerótido del vallesiense superior de Teruel (España). – Rev. Esp. Paleont., **4**: 39-51, 7 Abb., 4 Tab., 2 Taf.; Madrid.

Cerdeno, E. & Nieto, M. (1995): Changes in Western European Rhinocerotidae related to climatic variations. – Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., **114**: 325-338, 8 Abb.; Amsterdam.

Cope, E. D. (1887): On the Trituberculate Type of Molar Tooth in the Mammalia. – In: The Origin of the Fittest, **13**: 359-362, 2 Abb.; New York (Appleton).

Cox, B., Dixon, D., Gardiner, B. & Savage, R. J. G. (1989): Dinosaurier und andere Tiere der Vorzeit. Die große Enzyklopädie der prähistorischen Tierwelt. – 312 S.; München (Mosaik).

Crouzel, F. (1957): Le miocène continental du bassin d'Aquitaine. – Bull. Serv. Carte Géol. France, **54** (248): 265 S.; Paris et Liège.

Crusafont, M., Villalta, J. F. de & Truyols, Y. J. (1955): El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. – Mem. Comm. Inst. Geol. Diput. Prov. Barcelona, **12**: 1-272, 55 Abb., 11 Taf.; Barcelona.

Cuvier, C. (1834): Recherches sur les ossements fossiles. – 4. Aufl., Bd. 3: 1-435, Atlas 1, Taf. 1-94; Paris (d'Ocagne).

Deng, Y. & Heissig, K. (1986): Revision and Autopodial Morphology of the Chinese-European Rhinocerotid Genus *Plesiaceratherium* Young 1937. – Zitteliana, **14**: 81-110, 25 Abb., 23 Tab.; München

Deng, Y. (1983): Über die Klassifikation und Morphologie des Schädels von *Plesiaceratherium*. – Vertebrata Palasiatica, **21**: 134-143, 3 Abb.; Peking.

Depéret, C. (1895a): Résultats des fouilles paléontologiques dans le Miocène supérieur de la colline de Montredon. – C. R. Acad. Sci., **121**: 432-434; Paris.

-- (1895b): Fouilles paléontologiques dans le Miocène supérieur de la colline de Montredon, près Bize (Aude). – Assoc. Fr. Av. Sci, Congr.: 1-13, 3 Abb.; Bordeaux.

Dietrich, W. O. (1945): Nashornreste aus dem Quartär Deutsch-Ostafrikas. – Palaeontographica, A **96**: 45-90, 1 Abb., Taf. 13-19; Stuttgart.

Duvernoy, M. (1853): Nouvelles études sur les Rhinoceros fossiles. – C. R. Sc. Acad. Sci., **36** (1): 10 S.; Paris.

-- (1855): Des espèces de Rhinoceros fossiles... – C. R. Sc. Acad. Sci., **36** (2): 1-56, 8 Taf.; Paris.

Fahlbusch, V. (1976): 8. Die obermiozäne Wirbeltierfundstelle Sandelzhausen. – Zbl. Geol. Paläont., **2** (5/6): 255-261, 4 Abb.; Stuttgart.

Fahlbusch, V., & Gall, H. (1970): Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. 1. Entdeckung, Geologie, Faunenübersicht und Grabungsbericht für 1969. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **10**: 365-396, 9 Abb., 1 Taf.; München.

Fahlbusch, V., Gall, H. & Schmidt-Kittler, N. (1974): Die Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 10. Die Grabungen 1970-73, Beiträge zur Sedimentologie und Fauna. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **14**: 103-128, 4 Abb.; München.

Fahlbusch, V., & Liebreich, R. (1996): Hasenhirsch und Hundebär – Chronik der tertiären Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen bei Mainburg. – 40 S., 43 Abb.; München (Pfeil).

Filhol, H. (1891): Études sur les mammifères fossiles de Sansan. – Ann. Soc. Géol., **21**: 1-319 S., 46 Taf.; Paris.

Fraas, O. (1870): Die Fauna von Steinheim. – 54 S., 11 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

Geraads, D. (1988): Révision des Rhinocerotinae (Mammalia) du Turolien de Pikermi. Comparaison avec les formes voisines. – Ann. Paléont. (Vert.-Invert.), **74**: 13-41, 8 Abb., 3 Tab., 2 Taf.; Paris.

Ginsburg, L. (1974): Les Rhinocerotidés du Miocène de Sansan (Gers). – C. R. Acad. Sci., D **278**: 597-600, 1 Abb.; Paris.

-- (1990): The faunas and stratigraphical subdivisions of the Orleanian in the Loire Basin (France). – In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. & Mein, P. (eds.): European Neogene Mammal Chronology. – NATO ASI Series, **180**: 157-175, 1 Abb., 3 Tab.; New York, London (Plenum Press).

Ginsburg, L. & Bulot, C. (1984): Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène de Bézian à La Romieu (Gers). – Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4, C **6**: 353-377; Paris.

Ginsburg, L. & Guerin, C. (1979): Sur l'origine et l'extension stratigraphique du petit Rhinocerotidé miocène *Aceratherium (Alicornops) simorrense* (Lartet 1851) n. subg. – C. R. somm. Soc. Géol. France, **3**: 114-116, 1 Abb.; Paris.

Ginsburg, L. & Heissig, K. (1989): *Hoploaceratherium*, a new generic name for „*Aceratherium*" *tetradactylum*. – In: Prothero, D. R. & Schoch, R. M. (eds.): The Evolution of Perissodactyls, **15**: 418-421, 1 Abb., 1 Tab.; New York, Oxford (Clarendon Press, Oxford University Press).

Ginsburg, L., Huin, J. & Locher, J. P. (1981): Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). – Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4, C **3**: 345-361, 25 Abb.; Paris.

GINSBURG, L. & ANTUNES, M. T. (1979): Les Rhinocerotidés du Miocène inférieur et moyen de Lisbonne (Portugal). Succession stratigraphique et incidences paléogéographiques. – C. R. Acad. Sci., D **288**: 493-495; Paris.

GINSBURG, L., MAUBERT, F. & ANTUNES, M. T. (1987): Découverte d'*Hispanotherium* et de *Gaindatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) dans le Miocène de France. – Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4, C **9**: 303-311, 6 Abb., 1 Taf.; Paris.

GREGOR, J. (1969): Geologische Untersuchungen im Südost-Viertel des Blattes Mainburg 7336 (Niederbayern). – Unveröff. Dipl.-Arbeit, 1-60, 28 Abb., 1 Profiltaf., 1 geol. K.; Univ. München.

GROVES, C.P. (1983): Phylogeny of the living species of Rhinoceros. – Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung, **21** (4): 293-313; Hamburg.

GUÉRIN, C. (1980): Les Rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal du Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. – Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **79** (1, 2, 3): 1185 S., 115 Abb., 161 Tab., 21 Taf.; Lyon.

–– (1988): Contributions à l'étude du gisement Miocène supérieur de Montredon (Herault). Les grands mammifères. 6. Les Perissodactyles. Rhinocerotidae. – Palaeovertebrata, Mém. Extraordinaire: 97-134, 10 Abb., 40 Tab., 1 Taf.; Montpellier.

–– (1989): La famille des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla): systématique, histoire, évolution, paleoécologie. – Cranium, **2**: 3-14; Utrecht.

HEISSIG, K. (1969): Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math. Nat.-wiss. Kl., N. F., **138**: 1-133, 34 Abb., 24 Tab., 5 Taf.; München.

–– (1972a): Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math. Nat.-wiss. Kl., N.F. **152**: 1-112, 3 Abb., 41 Tab., 25 Taf.; München.

–– (1972b): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 5. Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **12**: 57-81, 1 Abb., 2 Tab., 1 Taf.; München.

–– (1973): Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). – Säugetierkundliche Mitteilungen, **21** (1): 25-30, München.

–– (1974): *Prosantorhinus* pro *Brachypodella* HEISSIG 1972 (Rhinocerotidae, Mammalia) (= non *Brachypodella* BECK 1837 [Gastropoda]). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **14**: 37; München.

–– (1976): Rhinocerotidae (Mammalia) aus der Anchitherium-Fauna Anatoliens. – Geol. Jb., B **19**: 3-121, 40 Abb., 24 Tab., 5 Taf.; Hannover.

–– (1984): Nashornverwandte (Rhinocerotidae) aus der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für deren Lokalstratigraphie. – Heimatl. Schr.-R. Landk. Günzburg, **2**: 62-74, 3 Abb., 3 Taf.; Günzburg.

–– (1989): The Rhinocerotidae. – In: PROTHERO, D. R. & SCHOCH, R. M. (eds.): The Evolution of Perissodactyls: 399-417, 3 Abb., 1 Tab.; New York, Oxford (Clarendon Press, Oxford University Press).

–– (1996): Ein Schädel von *Hoploaceratherium* aus dem Obermiozän Bayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **36**: 145-155, 2 Taf.; München.

–– (1997): Mammal faunas intermediate between the reference faunas of MN 4 and MN 6 from the upper freshwater molasse of Bavaria. – In: Actes du Congrès BiochroM '97, J.-P. AGUILAR, S. LEGENDRE & J. MICHAUX (eds.), Mém. Trav. E. P. H. E., Inst. Montpellier, **21**: 537-546, 3 Tab.; Montpellier.

HEIZMANN, E. (1973): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens, Teil V. Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. – Palaeontographica Suppl., B **8**, (5): 1-95; Stuttgart.

–– (1984): Deinotherium im Unter-Miozän von Langenau und seine Bedeutung für die Untergliederung der Molasse. – Heimatl. Schr.-R. Landkr. Günzburg, **2**: 36-39, Abb. 133-136 auf S. 123-125; Günzburg.

HEIZMANN, E., GINSBURG, L., & BULOT, C. (1980): *Prosansanosmilus peregrinus*, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miozän Deutschlands und Frankreichs. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B **58**: 1-27, 7 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Stuttgart.

HERMANN, R. (1913): Die Rhinocerosarten des westpreußischen Diluviums. Morphologisch-anatomische und biologische Untersuchungen - Schr. Naturforsch. Ges. Danzig, N. F., **13** (3-4): 108-174, 21 Abb., 4 Tab., 2 Taf.; Danzig.

HERNANDEZ-PACHECO, E. (1914): Los Vertebrados Terrestres del Mioceno de la Peninsula Iberica. – Publicada Real Sociedad Española Historia Natural, **9** (4a): 443-488, 6 Abb.; Madrid.

HEROLD, R., & IBRAHIM, A. H. (1972): Die Fossillagerstätte Sandelzhausen. 7. Über die Einregelung der Fossilien. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **12**: 125-135, 2 Abb., 3 Tab.; München.

HOFMANN, A. (1893): Die Fauna von Göriach. – Abh. k.k. geol. R.-A., **15**: 87 S., 17 Taf.; Wien.

HOOIJER, D. A. (1966): Fossil mammals of Africa. No. 21: Miocene rhinoceroses of East Africa. – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol., **13** (2): 117-190, 51 Tab., 15 Taf.; London.

HÜNERMANN, K. A. (1968): Die Suidae (Artiodactyla, Mammalia) aus den Dinotheriensanden (Unterpliozän = Pont) Rheinhessens, SW-Deutschland. – Schweiz Paläont. Abhandl., **86**: 1-96, 68 Abb., 1 Taf., 19 Abb.; Basel.

–– (1982): Rekonstruktion des *Aceratherium* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg/Hegau (Baden-Württemberg, BRD). – Z. geol. Wiss., **10**: 929-942, 11 Abb.; Berlin.

–– (1989): Die Nashorn-Skelette (*Aceratherium incisivum* KAUP 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). – Andrias, **6**: 128 S., 96 Abb., 38 Tab., 7 Taf.; Karlsruhe.

JÄGER, G. F. (1835): Über die fossilen Säugethiere, welche in Würtemberg aufgefunden worden sind. – **1**: 1-70, 9 Taf.; Stuttgart (Erhard).

KAFKA, J. (1913): Rezente und fossile Huftiere Böhmens, I. Abteilung. – Arch. nat. Landesforschg. Böhmen, **14** (5): 1-85, 67 Abb.; Prag.

KAUP, J. J. (1832a): Ueber *Rhinoceros incisivus* Cuv. und eine neue Art, *Rhinoceros Schleiermacheri*. – Isis von Oken, **1832** (8): 898-904, [Taf. 18, Fig. 1, 2 fehlt, ist jedoch enthalten in KAUP 1832b (Atlas): Taf. 10, Abb. 1, 2]; Leipzig.

–– (1832b): Atlas contenant les Ossements fossiles de Mammifères. – Taf. 10-15; Darmstadt (Heyer).

–– (1834): Description d,Ossements fossiles des Mammifères inconnus jusqu'à présent, qui se trouvent au Museum grand-ducal de Darmstadt, **3**: 33-64; Darmstadt (Heyer).

–– (1854): Beitraege zur naeheren Kenntniss der urweltlichen Saeugethiere. – VIII+1-32, 10 Taf.; Darmstadt (Leske).

LARTET (1848): [Briefl. Mitt.] In: LAURILLARD, in: ORBIGNY, C. DE (1842-1849): Dictionnaire universel d'histoire naturelle, **11**, 99-102, Paris (Renard, Martinet & Cie.).

-- (1851): Notice sur la colline de Sansan... – Annuaire Dept. Gers, 45 S.; Auch (J.A. Portes).

LINDSAY, E. H., FAHLBUSCH, V., & MEIN, P. (1989): European Neogene Mammal Chronology. – NATO ASI Series, A **180**: 658 S., 179 Abb., 50 Tab., 3 Taf.; New York, London (Plenum Press).

LORENZ, R. J. (1992): Grundbegriffe der Biometrie. – 241 S., 65 Abb., 60 Tab., 11 Taf.; Stuttgart, Jena, New York (G. Fischer).

MAYET, L. (1908): Étude des Mammifères miocènes des Sables de l,Orléanais et des Faluns de la Touraine. – Ann. Univ. Lyon, N.S., **24**: 1-336, 100 Abb., 12 Taf.; Lyon.

MERMIER, E. (1895): Sur la découverte d,une nouvelle espèce d'*Acerotherium* dans la Molasse burdigalienne du Royans. – Ann. Soc. Linn. Lyon, **42**: 1-31, 2 Abb., 1 Taf.; Lyon.

MERMIER, E. (1896a): Nouvelles observations sur l'*Acerotherium platyodon* du Burdigalien supérieur du Royans (Drome). – Ann. Soc. Linn. Lyon, **43**: 4 S.; Lyon.

-- (1896b): Etude complémentaire sur l'*Acerotherium platyodon* de la Molasse burdigalienne supérieure des environs de Saint-Nazaire en Royans (Drome). – Ann. Soc. Linn. Lyon, **43**: 1-18, 1 Tab., 2 Taf.; Lyon.

MEYER, H. v. (1834): Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerungen in der Gegend von Georgensgmünd in Bayern. – 130 S., 14 Taf.; Frankfurt a.M. (Sauerländer).

MOTTL, M. (1970): Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark, Südösterreich. – Mitt. Mus. Bergbau, Geol. u. Technik, **31**: 1-92, 7 Taf., 3 Abb.; Graz.

ORBIGNY, C. DE (1842-1849): Dictionnaire Universel d'Histoire Naturelle. – **1-13**, 3 Atl.; Paris.

OSBORN, H. F. (1888): The Evolution of the Mammalian Molars to and from the Tritubercular Type. – Amer. Naturalist, **22**: 1067-1079, 3 Abb., 1 Tab.; New York (Green Printer).

-- (1898): The extinct Rhinoceroses. – Mem. Amer. Mus. Natur. Hist., **1**: 75-164, 49 Abb., Taf. 12A-20; New York.

-- (1900): Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., **13**: 229-267, 19 Abb., 1 Tab.; New York.

PETERS, K. F. (1870): Zur Kenntnis der Wirbelthiere aus den Miocänschichten von Eibiswald in Steiermark. III *Rhinoceros, Anchitherium*. – Denkschr. k. Akad. Wiss., math. naturwiss. Kl., **30**: 29-49, 3 Taf.; Wien.

PROTHERO, D. R. & SCHOCH, R. M. (1989): The origin and evolution of the perissodactyls: summary and synthesis. – In: PROTHERO, D. R. & SCHOCH, R. M. (eds.): The evolution of perissodactyls: 504-529, 2 Abb.; New York, Oxford (Clarendon Press, Oxford University Press).

PROTHERO, D. R., GUERIN, C. & MANNING, E. (1989): The history of the Rhinocerotoidea. – In: PROTHERO, D. R. & SCHOCH, R. M. (eds.): The evolution of perissodactyls: 321-340, 3 Abb.; New York, Oxford (Clarendon Press, Oxford University Press).

ROGER, O. (1898): Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande der bayerisch-schwäbischen Hochebene. – Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben Neuburg, **33**: 1-46, 3 Taf.; Augsburg.

-- (1900): Ueber *Rhinoceros Goldfussi* KAUP und die anderen gleichzeitigen Rhinocerosarten. – Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben Neuburg, **34**: 1-52, 2 Taf.; Augsburg.

ROMAN, F. (1907): Le Néogène continental dans la Basse Vallée du Tage (Rive droite), 1. Paléontologie. – Comm. Serv. Geol. Portugal, **4**: 1-88, 7 Abb., Taf. 1-5; Lissabon.

-- (1910): Sur les Rhinocéridés de l'Oligocène d'Europe et leur filiation. – C. R. Acad. Sci., **150** (Juin 1910): 1558-1560; Paris.

-- (1912): Les Rhinocéridés de l'Oligocène d'Europe. – Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, **11**: 1-92, 21 Abb., 9 Taf.;

-- (1914): Sur les Rhinocéridés du bassin de Mayence. – C. R. Acad. Sci., **158**: 1224-1226; Paris.

-- (1924): Contribution à l'étude de la faune des Mammifères des Littorinenkalk du bassin de Mayence. – Trav. Lab. Géol. Lyon, **7**: 1-54, 25 Abb., 5 Taf.; Lyon.

ROMAN, F. & VIRET, J. (1934): La faune de mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). – Mém. Soc. Géol. France, N. S., **21**: 67 S., 25 Abb., 1 Tab., 12 Taf.; Paris.

SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik. – 6. Aufl.: 133 S.; Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo (Springer).

SCOTT, W. B. (1892): The evolution of the premolar teeth in the mammals. – Proc. Acad. Nat. Sci., N.S., **3**: 405-444, 8 Abb.; Philadelphia.

SPILLMANN, F. (1969): Neue Rhinocerotiden aus den oligozänen Sanden des Linzer Beckens. – Jb. Oberösterr. Musealver., **114**: 201-254, 16 Abb., Taf. 15-22; Linz.

STEHLIN, H. G. & HELBING, H. (1925): Catalogue des ossements de Mammifères Tertiaires de la Collection Bourgeois. – Bull. Soc. Hist. Nat. Anthrop. Loir-et-Cher, **18**: 77-277, 31 Abb.; Blois.

TEPPNER, W. (1915): Ein Beitrag zur Kenntnis der neogenen Rhinocerotiden der Steiermark. – Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark, **51**: 28 S., 2 Taf.; Graz.

THENIUS, E. (1951): Die Rhinocerotiden (Mammalia) des Wiener Jungtertiärs (vorl. Mitt.). – Anz. Österr. Akad. Wiss., math. naturwiss. Kl., **13**: 343-347; Wien.

THENIUS, E. & HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. – 322 S., 53 Abb., 2 Tab.; Berlin (Springer).

TOBIEN, H. (1968): Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. – Eclogae geol. Helv., **61**: 549-575; Basel.

TOULA, F. (1906): Das Gebiss und Reste der Nasenbeine von *Rhinoceros* (*Ceratorhinus* OSBORN) *hundsheimensis*. – Abh. k. k. Geol. Reichsanst., **20** (2): 1-38, 6 Abb., 2 Taf.; Wien.

VANDEBROEK, G. (1961a): The evolution of lower and non specialized mammals. – International Colloquium of the Evolution of Mammals. – Koninkl. Vlaam. Acad. Wetensch. Lett. Sch. Kunsten Belgie, **2**: 1-181, Taf. 1-44; Brüssel.

-- (1961b): The comparative anatomy of the teeth of lower and non specialized mammals. – International Colloquium of the Evolution of Mammals. – Koninkl. Vlaam. Acad. Wetensch. Lett. Sch. Kunsten Belgie, **1**: 215-320, Abb. 1-39; Brüssel.

VIRET, J. (1951): Catalogue Critique de la Faune des Mammifères Miocènes de la Grive Saint-Alban (Isère). – Nouv. Archives Mus., **3**: 1-102, 23 Abb.; Lyon.

WANG, K. M. (1928): Die obermiozänen Rhinocerotiden von Bayern. – Paläont. Z., **10**: 184-212, 3 Abb., 4 Taf.; Berlin.

-- (1929): Die fossilen Rhinocerotiden des Wiener Beckens. – Mem. Inst. Geol. Nat. Res. Inst. China, **7**: 7 S., 3 Taf.; Shanghai.

WOOD, E. H. (1927): Some early Tertiary Rhinoceroses and Hyracodonts. – Bull. Amer. Paleont., **13**: 165-265, 7 Tab., 7 Taf.; Ithaca, New York.

YOUNG, C. C. (1937): On a Miocene Mammalian Fauna from Shantung. – Bull. Geol. Soc. China, **17**: 209-245, 17 Abb, 3 Taf.; Nanking.

ZBYSZEWSKI, G. (1949): Les Vertèbres du Burdigalien supérieur de Lisbonne. – Mém. Serv. Géol. Portugal, 1-77, 22 Taf.; Lisboa.

ZDARSKY, A. (1909): Die miozäne Säugetierfauna von Leoben. – Jb. k. k. geol. R. A., **59**: 246-288, 1 Abb., 20 Tab., 3 Taf.; Wien.

Manuskript eingereicht im Februar 1999.

Zitteliana	22	169-192	7 figs., 6 tabs., 2 pl.	München, 30.12.2002	ISSN 0373-9627

The Avifauna of the Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen (Bavaria, Southern Germany)

Von

URSULA B. GOHLICH

ABSTRACT

The early Middle Miocene (MN5) fossil site of Sandelzhausen (Upper Freshwater Molasse, Bavaria, Southern Germany) is well-known for its vertebrate fauna, especially its mammals. This study presents the complete avifauna, which is the rarest represented vertebrate class in Sandelzhausen despite approximately 600 remains. 14 different taxa of 6 orders can be confirmed with the passeriforms most frequently represented. Additionally Galliformes (Phasianidae: *Miophasianus altus*, *Palaeortyx intermedia*, Phasianidae gen. et sp. indet.), Anseriformes (Anatidae: *Mionetta blanchardi*, *Mionetta natator*; Anseriformes gen. et sp. indet.), Accipitriformes (gen. et sp. indet. A, B, C), Strigiformes (gen. et sp. indet. A, B) and Gruiformes (Gruidae: *Palaeogrus mainburgensis*, Gruiformes indet.) are identified. *Palaeogrus mainburgensis* is a unique species found only in Sandelzhausen.

KURZFASSUNG

Die früh-mittelmiozäne (MN5) Fossilfundstelle Sandelzhausen (Obere Süsswassermolasse, Bayern, Süddeutschland) ist bekannt für ihre reiche Wirbeltierfauna und besonders ihre Säugetiere. Diese Arbeit stellt die gesamte Vogelfauna vor, die mit immerhin 600 Stücken die quantitativ am wenigsten gut repräsentierte Wirbeltiergruppe in Sandelzhausen ist. 14 verschiedene Taxa, verteilt auf 6 Ordnungen, konnten nachgewiesen werden, wobei die Passeriformes mit Abstand zahlenmäßig dominieren. Belegt sind weiterhin die Galliformes (Phasianidae: *Miophasianus altus*, *Palaeortyx intermedia*, Phasianidae gen. et sp. indet.), Anseriformes (Anatidae: *Mionetta blanchardi*, *Mionetta natator*; Anseriformes gen. et sp. indet.), Accipitriformes (gen. et sp. indet. A, B, C), Strigiformes (gen. et sp. indet. A, B) und Gruiformes (Gruidae: *Palaeogrus mainburgensis*, Gruiformes indet.). *Palaeogrus mainburgensis* ist bisher nur aus Sandelzhausen bekannt.

1. INTRODUCTION

The site of Sandelzhausen is located near the town of Mainburg in Bavaria (Southern Germany), about 70 km north of Munich in the center of the North Alpine Foreland Basin (fig. 1). The latter is bounded by the river Danube in the north and the Alps in the south and is filled with Tertiary sediments. Its uppermost part that crops out superficially is the Miocene limnofluviatile Upper Freshwater Molasse. Teams from the Institute for Palaeontology and the Bavarian State Collection Munich conducted systematic excavations in Sandelzhausen from 1969 to 1975 and from 1994 to 2001 under the supervision

URSULA B. GOHLICH: Department für Umwelt- und Geowissenschaften, Sektion Paläontologie, Richard-Wagner-Strasse 10, D-80333 München, email: u.goehlich@lrz.uni-muenchen.de, u.goehlich@web.de.

of V. FAHLBUSCH (Munich). To date, these excavations have yielded approximately 30,000 identifiable specimens, representing about 170 palaeozoological species (pers. comm. V. FAHLBUSCH), most of them vertebrates. The richness of this continental vertebrate fauna and the extraordinary systematic diversity make Sandelzhausen an exceptional site. The fauna is dominated by vertebrates, although only represented by isolated disarticulated remains. Molluscs are represented by freshwater and terrestrial gastropods as well as rare freshwater bivalves (GALL 1972). Freshwater ostracods (WITT 1998), algal gyrogonites, and fruits of terrestrial angiosperms (*Celtis, Gleditsia*) are also rare components. Within the vertebrates, mammals are the most common fossils, followed by fishes, amphibians, and reptiles. Birds are the rarest vertebrates found, with around 600 remains. The presence of birds in the deposits of Sandelzhausen has been known since the beginning of the diggings (FAHLBUSCH & GALL 1970: 393), but they have never been determined or described. This study deals with the entire bird material and presents the complete avifauna of Sandelzhausen.

1.1 GEOLOGY

The fossiliferous limnofluviatile deposits in Sandelzhausen reach a maximum of 3 meters in thickness. In general, the marly sediments show a decrease of quartz pebbles in frequency and size from the bottom to the top. In the lower half of the section there is a brown-colored "coaly" lignite layer of 2,5 - 5 cm (fig. 7). Some horizons show a concentration of carbonate concretions. The fossils are concentrated in and around the humous "coaly" layer, while large-sized fossils are more often found in the deposits below the "coaly" layer. The deposits arguably cover a time span ranging from some hundred to thousands of years (SCHMID 2001).



Fig. 1: Geographic position of the site Sandelzhausen with schematic illustration of the extension of the Upper Freshwater Molasse without Quaternary cover.

Investigations by HEISSIG (1997) on mammal biostratigraphy of the Upper Freshwater Molasse in Bavaria showed the faunal position of Sandelzhausen in the early Middle Miocene (MN 5 = European Mammal Neogene Unit MN5, Badenian) with an absolute age of around 16 Ma. Several studies on the geology and on different faunal groups of Sandelzhausen have already been published (cited in FAHLBUSCH & LIEBREICH 1996 and ZIEGLER 2000).

1.2 METHODS

Most of the bird remains, as well as thousands of invertebrate and vertebrate microfossils, were obtained by screen-washing in the field. The osteological terminology principally follows BAUMEL et al. (1993) and occasionally BALLMANN (1969a, b); measurements were taken after VON DEN DRIESCH (1976).

Abbreviations

Osteology – CMC: carpometacarpus, TT: tibiotarsus, TMT: tarsometatarsus, dist.: distal, prox.: proximal, sin.: sinister, dext.: dexter, cran.: cranial, caud.: caudal.

Measurements - GL: greatest length, L: length, Bp: width proximal, Bd: width distal, BTd: width Trochlea distal, Dp: diagonal proximal, Dd: diagonal distal, KC: smallest width of corpus, Hp: height proximal, Hd: height distal, HpA: diagonal height proximal with apophysis flexoris inclusive, Td: depth distal, Tp: depth proximal.

The material is housed in the Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie in Munich (BSP). Only a few specimens are held at the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS).

Collections - BMNH: British Museum of Natural History, London; BSP: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München; SAPM: Staatssammlung für Anthropologie und Paläoanatomie, München; FSL: Faculté des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne; ISEAK: Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierz, Krakow (Institute of Systematics and Evolution, Polish Akademy of Sciences); LAC: Laboratoire d'Anatomie comparée, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris; LPVM: Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université Montpellier; MAFI: Magyar Àllami Földtani Intézet, Budapest (Hungarian Geological Survey); ML Muséum d'Histoire Naturelle (Musée Guimet), Lyon; MNHN: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris; NMB: Naturhistorisches Museum Basel; RGM: Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie, Leiden (= Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden); SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart; UPM: Department des Sciences de la Terre, Marseille.

Country: A: Austria, D: Germany, F: France, I: Italy, H: Hungary, CZ: Czech Republic, E: Spain, MOL: Moldavia, PL: Poland, R: Romania, SL: Slovakia (see tab. 6)

2. SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Order Anseriformes WAGLER, 1831

Family Anatidae VIGORS, 1825

Subfamily Dendrocheninae LIVEZEY & MARTIN, 1988

Genus *Mionetta* LIVEZEY & MARTIN, 1988

Mionetta blanchardi (MILNE-EDWARDS, 1863)
(pl. 1, figs. 1, 2, 3)

Synonymy:

1863 *Anas blanchardi* – MILNE-EDWARDS: 60.
v 1983 *Dendrochen blanchardi* (MILNE-EDWARDS, 1863) – CHENEVAL: 88-91, pl. 1, fig. 1 (with synonymy).

Locus typicus: St.-Gérand-le-Puy (Allier, France).

Stratum typicum: Lower Miocene, Aquitanien, MN2a.

Lectotype: TT (MNHN Av 8231) assigned by CHENEVAL (1983: 88, 91).

Original diagnosis: MILNE-EDWARDS (1863: 160).

Extended diagnosis: CHENEVAL (1983: 90): «tibiotarse d'une taille intermédiaire entre celle des espèces actuelles *Dendrocygna javanica* (denrocygne de Java) et *D. viduata* (denrocygne veuf); surface articulaire interne bien creusée, à bord postérieur très développé; crête cnémienne externe importante, crête fibulaire longue; gouttière tendineuse large, à bord interne très fin et à bord externe creusé d'une gouttière du peroneus profundus profonde; condyle interne très fin (longueur = 77,7 mm, largeur de l'épiphyse distale = 9,1 mm).»

Stratigraphical and geographical distribution: France: St.-Gérand-le-Puy (Lower Miocene, MN2a, MILNE-EDWARDS 1863, CHENEVAL 1983); Germany: Ravolzhausen (Lower Miocene, MN1-2, Rheinhessen, MARTINI 1974), Weisenau (Lower Miocene, MN1, LAMBRECHT 1933); Czech Republic: Skiritz (Lower Miocene, MN3-4, LAMBRECHT 1933; Romania: Credin ̦a (Upper Miocene, KESSLER 1992), Malușteni (Lower Pliocene, MN15, KESSLER, 1992).

Remarks: FRAAS (1870) described *M. blanchardi* in Steinheim (Middle Miocene, MN7), but VON AMMON (1918) changed this determination to *Anas risgoviensis*.

Created as *Anas blanchardi* by MILNE-EDWARDS in 1863, CHENEVAL (1983) moved *blanchardi* to *Dendrochen* - Subfamily Dendrocygninae REICHENBACH, 1850 - a genus created by MILLER (1944) for a humerus from the Lower Miocene of South Dakota, USA. Based on osteological and phylogenetically significant characters of the Anseriformes, LIVEZEY & MARTIN (1988) placed *blanchardi* in their new genus *Mionetta*.

Previous osteological descriptions were provided by MILNE-EDWARDS (1863), HOWARD (1964), CHENEVAL (1983), LIVEZEY & MARTIN (1988).

Material and measurements (mm):

	BSP 1959 II	
Humerus dext., prox. half	8271	KC: 5.2, Bp: 17.5
Humerus sin., dist. end	8274	KC: 5.4, Bd: (11)
CMC sin., prox. end	8380	Bp: 9.1
CMC dext., prox. end	8292	Bp: 9.1
CMC sin., dist. half	8301	Dd: 5.8
Radius sin., prox. half	8288	Dp: 4.3

Description:

Humerus: one proximal half (BSP 1959 II 8271) and one distal end (BSP 1959 II 8274) of a humerus are preserved. The crista bicipitalis is broken off on BSP 1959 II 8271. The fossa pneumotricipitalis is shallow and closed (non pneumatic) and the opening of the fossa pneumotricipitalis is nearly horizontal, also in ventral view. The fossa pneumotricipitalis is enclosed by a prominent edge, also at its cranial side. In ventral view the crus ventrale fossae is rectilinear, nearly horizontal, somewhat ascending caudally; the tuberculum ventrale is barely protruding distally. On the caudal side the caput humeri is limited distally by a distinct margin; in its ventral half the caput is somewhat undermined distally. The tuberculum dorsale is roundish and prominent. The margo caudalis flattens in proximal direction proximally before reaching the caput humeri and the tuberculum dorsale. The sulcus transversus extends and deepens ventrally. On the distal humerus, BSP 1959 II 8274, the epicondylus ventralis and the processus flexorius are broken off. The impression in the fossa musculi brachialis is shallow, but distinct and broadens proximodorsally. The fossa olecrani bears a longish horizontal furrow. The sulcus humerotricipitalis is shallow and short.

Carpometacarpus: Proximal end (BSP 1959 II 8380) with a trochlea carpalis is somewhat extended proximodistally. The processus pisiformis is protruding cranially. Processus extensorius is slender and long with a processus alularis protruding dorsally. The distal half (BSP 1959 II 8301) consists only of the os metacarpale major; the os metacarpale minor is missing. The cross-section of os metacarpale major is rounded triangular. The longitudinal tendon furrow along the sulcus interosseus narrows dorsally. The shallow sulcus tendineus starts at the middle level of the symphysis metacarpalis distalis and slightly broadens as it extends proximocranially.

Radius: The proximal half (BSP 1959 II 8288) with a roundish cotyla humeralis. The tuber bicipitalis radialis is blunt and close to the cotyla. The cross-section of the corpus is roundish.

Comparison and discussion: Within the four species of anseriforms in Sandelzhausen *Mionetta blanchardi* is represented with the most specimens (at least four individuals). The most diagnostic fossil is the proximal humerus, specimen-BSP 1959 II 8271. It is characterized specifically by a shallow and closed (non pneumatic) fossa pneumotricipitalis; herewith it differs from the genus *Anas* and the Anserinae in general. Following WOOLFENEDEN (1961) and LIVEZEY & MARTIN (1988: 198, 207) the genus *Anas* and the Anserinae are characterized by an open pneumatic fossa pneumotricipitalis. Although the

genus *Aythya* is also marked by a closed fossa pneumotricipitalis (CHENEVAL 1987: 150), the fossa is deeper in comparison. Moreover the humerus of the Miocene species *Aythya chauvirae* is a little smaller (CHENEVAL 2000, tab. 1). Although clearly corresponding morphometrically with *M. blanchardi* from St.-Gérand-le-Puy, the present proximal humerus differs by one feature: the enclosure of the fossa pneumotricipitalis has a prominent edge all around; the craniodistal margin clearly separates the fossa from the shaft. The distal humerus (BSP 1959 II 8274) is morphometrically in accordance with *M. blanchardi*, but is also very similar to that of *Anas velox*. Comparisons show no distinct features between the distal humerus end of *M. blanchardi* from St.-Gérand-le-Puy and *A. velox* from Sansan.

Because of the closed fossa pneumotricipitalis and the relatively longer wing bones (in proportion to the leg bones) MILNE-EDWARDS (1863: 160) and LIVEZLY & MARTIN (1988: 196) concluded that *Mionetta blanchardi* was moderately specialized for diving rather than for flying.

Mionetta natator (MILNE-EDWARDS, 1867)
(pl. 1, figs. 4, 5)

Synonymy:

* v 1867 *Anas natator*, nov. sp. – MILNE-EDWARDS, vol. 1: 148, pl. 25, fig. 14-22.
v 1983 *Dendrochen blanchardi* (MILNE-EDWARDS, 1867-71) – CHENEVAL: 93-94, pl. 1, fig. 3 (with synonymy).

Locus typicus: St.-Gérand-le-Puy (Allier, France).

Stratum typicum: Lower Miocene, Aquitanien, MN2a.

Lectotype: Ulna (MNHN Av 6428) figured by MILNE-EDWARDS (1867-71: pl. 25, fig. 21-22), assigned by CHENEVAL (1983: 93).

Original diagnosis: MILNE-EDWARDS (1867-71: 148ff).

Extended diagnosis: CHENEVAL (1983: 93): «Cubitus d'une taille très inférieure à celle de *Dendrochen blanchardi*; saillie du ligament articulaire antérieur peu marquée; impression du brachialis anticus peu profonde, mais allongée le long de la diaphyse; tubérosité carpienne bien courbée vers le côté interne; dépression radiale inférieure étroite et profonde (longueur = 50,8 mm, largeur de l'épiphyse proximale = 6,6 mm, largeur de l'épiphyse distale = 5,3 mm).»

Stratigraphical and geographical distribution: France: St.-Gérand-le-Puy (Lower Miocene, MN2a, MILNE-EDWARDS 1863, CHENEVAL 1983); Germany: Weisenau (Lower Miocene, MN1, LAMBRECHT 1933), Kastel Bruch (Upper Oligocene, LAMBRECHT 1933); Czech Republic: Skiritz (Lower Miocene, MN3-4, LAMBRECHT 1933, MLÍKOVSKÝ 2000a); Moldavia: Kishinev (Upper Miocene, MN9, KESSLER 1992).

Material and measurements (mm):

	BSP 1959 II	
Coracoid sin., prox. end	8269	KC: 3.1
Coracoid sin., prox. end	8982	KC: 3.4
Humerus sin., prox. end	8272	Bp: 11.3
Ulna sin., dist. end	8284	Dd: 5.7
TT sin., dist. end	8312	Bd: 4.9, Td: 5.0

Description:

Coracoid: Both remains are only proximal fragments with the processus procoracoideus broken off. The processus acrocoracoideus is damaged on BSP 1959 II 8982. Both specimens

Plate 1

All figures double size.

Mionetta blanchardi (MILNE-EDWARDS, 1863)
Fig. 1: Humerus dext. proximal end; a: caudal, b: cranial, c: medial (BSP 1959 II 8271).
Fig. 2: Humerus sin., distal end; cranial (BSP 1959 II 8274).
Fig. 3: Carpometacarpus sin., proximal end; a: dorsal, b: ventral (BSP 1959 II 8380).

Mionetta natator (MILNE-EDWARDS, 1867)
Fig. 4: Humerus sin., proximal end; a: caudal, b: cranial (BSP 1959 II 272).
Fig. 5: Coracoid sin., proximal half; dorsal (BSP 1959 II 8982).

Anseriformes gen. et sp. indet.
Fig. 6: Ulna sin., proximal end; cranial (BSP 1959 II 8281).
Fig. 7: Phalanx dig. II 1 dext.; a: dorsal, b: ventral (BSP 1959 II 8379).

Strigiformes gen. et sp. indet. B
Fig. 8: Phalanx III 2; a: dorsal, b: lateral, c: plantar (BSP 1959 II 8336).
Fig. 9: Phalanx III terminalis, claw; medial (BSP 1959 II 8330).

Strigiformes gen. et sp. indet. A
Fig. 10: Phalanx III terminalis, claw; medial (SMNS 54005).

Palaeogrus mamburgensis (GOHLICH, in press)
Fig. 11: Tarsometatarsus dext., proximal end; dorsal (BSP 1959 II 8319, paratype).
Fig. 12: Tibiotarsus sin., distal end; a: cranial, b: caudal (BSP 1959 II 8309, holotype).

Gruiformes indet.
Fig. 13: Humerus dext., distal end; a: cranial, b: caudal (BSP 1959 II 8279).


6
1a
1b
1c
7a
7b
2
3a
3b
4a
4b
5
8a
8b
8c
1cm
9
11
12a
12b
13a
13b
10

are characterized by a rounded off triangular-shaped and deep cotyla scapularis, and by a shallow concave facies articularis humeralis with a laterally protruding margin. The impressio ligamenti acrocoracohumeralis is distinct and longish oval. The distal edge of the processus acrocoracoideus (tuberculum brachiale) medially shows a little incision between the facies articulares clavicularis. Whereas BSP 1959 II 8982 lies within the metrical variability of *M. natator* from St.-Gérand-le-Puy, BSP 1959 II 8269 is a bit smaller (own direct comparison).

Ulna: The preserved distal end represents a tiny ulna with a short but pointed tuber carpale. A sulcus intercondylaris is present distoventrally, but is absent distally. No incisura tendinosa can be observed.

Tibiotarsus: Only the distal fourth is preserved. The pons supratendineus is damaged. Both condylus medialis and lateralis are slender and therefore the incisura intercondylaris is wide. Along the preserved corpus, the sulcus extensorius is bounded medially by a crest. The sulcus musculus fibularis, epicondylus medialis and lateralis and tuberculum retinaculi musculi fibularis are very weak.

Humerus: Only the proximal end is preserved. The interior of the fossa pneumotricipitalis is badly preserved, but seems to be shallow. The opening of the fossa pneumotricipitalis is nearly horizontal in ventral view. The caput humeri is slightly damaged, caudally it is bordered distally by a distinct margin and it is somewhat hollowed out distally in its ventral half. The tuberculum ventrale is barely protruding distally. The tuberculum dorsale is longish, but weak. The sulcus transversus extends and deepens ventrally.

Comparison and discussion: All described elements are distinctly smaller than *Mionetta blanchiardi*, *M. consobrina*, *Anas sansaniensis* and *Aythya chauvirae*. The small sized *Anas velox* from Sansan metrically corresponds in some bones (e. g. ulna dist.), or is only little larger (e. g. tibiotarsus dist.), but the apparent shallow fossa pneumotricipitalis of the humerus contradicts an allocation of these small sized anatids from Sandelzhausen to *Anas* (see WOOLFENEDEN 1961, LIVEZEY & MARTIN 1988: 198, 207). The proximal humerus and the distal tibiotarsus from Sandelzhausen are a little smaller than those of *M. natator* from St-Gérand-le-Puy (humerus prox. Bp: 13.6-15.0 mm, n=3; tibiotarsus dist. Bd: 5.7-7.4 mm, n=4, CHENEVAL 1983, tab. 1), but the latter represent only a very few specimens. The distal tibiotarsus from Skiritz (Czech Republic) is also a little smaller than those from St-Gérand-le-Puy (Bd: 5.5 mm, LAMBRECHT 1933: 358).

Mionetta natator and *Mionetta blanchardi* were formerly known from Early and Late Miocene deposits (tab. 6), thereby the specimens from Sandelzhausen are the first evidence in the Middle Miocene.

Anseriformes gen. et sp. indet.
(pl. 2, figs. 6, 7)

Material and measurements (mm):

	BSP 1959 II	
Ulna sin., prox. end	8280	Bp: 12.6
Ulna sin., prox. end	8281	Bp: 14.1, Dp: 18.2
Phalanx prox. digiti majoris dext.	8379	L: 33.7, GL: 34.6, Bp: 8.7

Description and discussion: The specimens belong to an anseriform taxon of distinctly larger size than the two species described above.

Ulna: Only represented by two proximal ends. The olecranon projects ventrally and surpasses the roundish cotyla ventralis ventrally. The cotyla dorsalis is protruding dorsally and cranially turns down distally in form of a lip. Dorsally beneath the processus cotylaris dorsalis lies a dent with the impressio scapulotricipitalis. The tuberculum ligamenti collateralis beneath the olecranon bears a distinct longish facies, that deepens at its proximal half. The impressio brachialis (only preserved on BSP 1959 II 8280) is longitudinal and narrow.

By the means of their size, these proximal ulnas probably belong to the Anserinae. Specimen BSP 1959 II 8280 is somewhat smaller than BSP 1959 II 8281. However, comparisons with the measurements of some extant Anserinae (BACHER 1967) show that the dimensions (width prox. of ulna) of both specimen are within the metrical variability.

For most of the Neogene anserine species the ulnas are not known. The proximal end of the ulna of *Anser oeningensis* (Middle Miocene, Oeningen, Germany, VON MEYER 1865) and of *Anserobranta tarabukini* (Upper Miocene, Kishinev, Romania, KUROCHKIN & GANEA 1972) are somewhat larger; that of *Cygnus cygniformis* (Middle Miocene, Steinheim, Germany) is distinctly larger.

Phalanx proximalis digiti majoris (Ph. dig. II 1): The complete preserved bone is long and slender. The pila cranialis is cranially flattened; dorsally a weak sulcus runs along the whole pila. The caudal wing is about the same width along the distal ²/₃ and distally surpasses the pila a little bit. The wing shows a longish and shallow concavity on the ventral side and dorsally there are two concavities with the proximal one more shallow than the distal one. Between them, there is a longitudinal protuberance close to the caudal end of the wing. The proximal end is triangular with a two-pointed dorsal end. The ventral and caudal margin of the proximal end are weakly concave.

Because of missing comparative fossil material, all these specimens are not determinable.

Order Accipitriformes VIEILLOT, 1816

Three taxa of accipitriforms can be distinguished by their size, although they are not taxonomically determinable. For morphometrical comparisons the following extant and fossil (European Neogene) species have been considered:

Extant: *Pandion haliaetus*, *Pernis apivorus*, *Milvus milvus*, *Milvus migrans*, *Accipiter gentilis*, *Accipiter nisus*, *Buteo buteo*, *Buteo lagopus*, *Hieraaetus fasciatus*, *Aquila chrysaetos*, *Aquila heliaca*, *Heliaeetus albicilla*, *Heliaeetus leucocephalus*, *Aegypius monachus*, *Gyps fulvus*, *Circus cyaneus*, *Circus aeruginosus*, *Falco peregrinus*, *Falco subbuteo* (these studied extant species are housed in the SAPM).

Fossil: *Buteo pusillus*, *Aquila pannatoides*, *A. delphinensis*, *Aquilavus depredator*, *A. corroyi*, *A. priscus*, *Hieraaetus edwardsi* (including Syn. *Aquila minuta*), *Haliaeetus piscator*, *Milvus deperditus*, *Promilio incertus*, *Palaeohierax gervaisii*, *Garganoaetus freudenthali*, *G. murivorus*, *Falco medius*,

Pelargopappus magnus [these fossil species are studied either by means of their original description or personally by the author (for the localities: St.-Gérand-le-Puy, Sansan, La Grive), see tab. 1].

Family Accipitridae VIEILLOT, 1816

Accipitridae gen. et sp. indet. A
(figs. 2, 3)

Material and measurements (mm):

	BSP 1959 II	
TMT sin. distal half	8320	KC: 4.5, Bd: 10.8, Td: 7.0
TMT dext. distal end	8997	Bd: 13,9, Td: 8.5
TT sin. distal end	8308	Bd: 10.4, Td: (7)
Phalanx IV? terminalis (claw)	8329	Bp: 3.1, Hp: 3.8, HpA: 5.2
Phalanx I/II terminalis (claw)	8996	Bp: 5.8, Hp: 6.5, HpA: 10.1

Description:

Tarsometatarsus: One distal half of a tarsometatarsus sin. and one distal end of a tarsometatarsus dext. are preserved. The tarsometatarsus BSP 1959 II 8997 is somewhat larger than BSP 1959 II 8320. The latter is relatively delicate. The trochleae metatarsi II and III are the same length while trochlea metatarsi IV is a little shorter. In dorsal view the trochlea metatarsi III is very slightly oblique from distally lateral to proximally medial. Maximal width of the trochlea metatarsi III is 3.2 mm (BSP 1959 II 8320) and 4.1 mm (BSP 1959 II 8997). The fossa metatarsi I is slender and 8 mm in length (BSP 1959 II 8320). Distally it extends to the level of the proximal end of the foramen vasculare distale.

Tibiotarsus: The distal end of the tibiotarsus is damaged caudally. The trochlea cartilaginis tibialis caudally streches far proximally. The condyli are relatively short. The canalis extensorius passes obliquely from distally medial to proximally lateral. The oblique distal aperture of the canalis extensorius reaches up to the medial edge of the diaphysis. The proximal aperture of the canalis extensorius is located approximately midwidth of the diaphysis; it tapers off distally and extends to the level of the proximal end of the distal aperture.

Phalanx IV? terminalis (claw): The small claw is nearly complete, only the outermost tip is broken off. The apophysis

Species	Locality	age	Collection	GL	Dp		KC	Bd	Td
TT									
Accipitridae indet. A	Sandelzhausen, D	MN5	BSP	-	-		-	10.4	(7)
Garganoaetus freudenthali	San Giovannino* (Gargano), I	MN13	RGM	(210)	-		14	26	-
Hieraatus edwardsi (formerly *Aquila minuta*)	Sansan*, F	MN6	MNHN	-	-		-	9.0	7.1
Hieraatus edwardsi	Sansan*, F	MN6	MNHN	-	15.5		-	-	-
Aquilavus depredator	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2a	MNHN	-	-		8.6	-	-
Aquilavus priscus	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2a	MNHN	-	-		9.2	16.9	(13)
Pelargopappus magnus	Phosphorites of Quercy*, F	Eocene/ Oligocene	MNHN	-	-		-	15.3	18.0
Pelargopappus schlosseri	Phosphorites of Quercy*, F	Eocene/ Oligocene	ML, LPVM MNHN	-	-		10.0-10.5 [3]	15.2-17.0 [3]	17.2-18.5 [2]
TMT				**GL**	**Bp**	**TP**	**KC**	**Bd**	**Td**
Accipitridae indet. A	Sandelzhausen, D	MN5	BSP	-	-	-	4.5	10.8	7.0
			BSP	-	-	-	-	13.9	8.5
Garganoaetus freudenthali	San Giovannino* (Gargano), I	MN13	RGM	132	23-26	-	-	25-27	-
Garganoaetus murivorus	Chiro 10C* (Gargano), I	MN13/14	RGM	-	-	-	-	18	-
Aquila delphinensis	La Grive*, F	MN7+8	ML	-	19.7	(10.7)	<11.2	-	-
Aquila pennatoides	La Grive*, F	MN7+8	ML	-	13.3		<6.6	-	-
Hieraaetus edwardsi	Sansan*, F	MN6	MNHN	-	-	-	4.5	12.3	(7)
Palaeohirax gervaisii	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2	MNHN	88.7	16.9	14	8.6-9.7 [2]	18.1	11.0
Promilio (Milvus) incertus	Chavroches, St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2	ML	56.9	9.5	6.4	4.4	10-11	(5)
Milvus deperditus	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2	MNHN	46.1	8.8	(5.7)	4.2	(10)	-
Aquilavus depredator	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2	MNHN	102.9	16.1	13.3	8.2-9.8	20.6	11.6
Aquilavus priscus	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2	MNHN	(100)	-	-	(10)	(22)	-
Aquilavus corroyi	Phosphorites of Quercy*, F	Eocene /Oligocene	UPM	62.5	11.4	-	6.1	12.6	8.7
Aquila? hypogea	Phosphorites of Quercy, F	Eocene /Oligocene	?	-	-	-	4.8	10	-
Pelargopappus magnus	Phosphorites of Quercy*, F	Eocene /Oligocene	MNHN	214.1	21.8	20.0	8.3	20.0-20.4 [2]	13.6-13.8 [2]
	St.-Gérand-le-Puy, F	MN2a	MNHN	(215)	21.8	18.6	8.3	20.4	13.5
Pelargopappus schlosseri	Phosphorites of Quercy*, F	Eocene /Oligocene	ML, LPVM MNHN	-	-	-	7.4 [2]	16.0-18.2 [5]	10.2-12.0 [6]

Tab. 1: Comparison of measurements of Tertiary accipitrid tibiotarsi and tarsometatarsi. Own measurements, except those from Sansan (CHENEVAL 2000: tab. 2), from the Phosphorites of Quercy (MOURER-CHAUVIRE & CHENEVAL 1983: tab. 1), from Gargano (BALLMANN 1973, 1976) and for *Aquilavus priscus* measured from MILNE-EDWARDS (1867-71: pl. 184, fig. 1-4). Type locality marked by *; estimated measurements in ( ); number of specimen in [ ].

extensoris is long. The proximal articular facet is relatively symmetrical and pyriform. The apophysis flexoris is also long and ends plantarely to a pointed edge.

Phalanx I/II terminalis (claw): The claw is complete. It is long and slender and distinctly larger than the Ph. IV terminalis described above.

Comparison and discussion: Based on their dimensions, these elements might belong to the same species. They represent the smallest of the three recorded taxa of accipitriforms in Sandelzhausen. The two recorded tarsometatarsi differ in size. But studies on extant accipitriformes show that the size of the tarsometatarsi can vary up to 25% (concerning the distal width) e. g. in *Accipiter gracilis*, which is known to have the largest dimorphism in size (Schmidt-Burger 1982: 116). So the difference in size of the two described tarsometatarsi, amounting to 22%, can assumed to be within the variation of one species. Beyond that, the two tarsometatarsi are morphologically identical. The tibiotarsus and tarsometatarsus differ from the family Falconidae by the lack of an additional second distal opening of the canalis extensorius on the tibiotarsus and by the more plantar position of the trochlea metatarsi IV and the more medial orientation of the processus of the trochlea metatarsi II on the tarsometatarsus (in distal view). Compared with extant taxa of Accipitridae and by means of morphology, the tarsometatarsus and the tibiotarsus seem to be closest to the buzzard *Buteo buteo*.

The Tertiary European species like *Aquilavus depredator*, *A. priscus*, *Aquila delphinensis*, *A. pennatoides*, *Palaeohierax gervaisii*, *Garganoaetus freudenthali*, *G. murivorus*, and *Pelargopappus magnus* are distinctly larger (see tab. 1). The distal tarsometatarsi of both *Aquila pannatoides* and *A. delphinensis* from La Grive (MN7+8, France) are not known. However, *A. delphinensis* has a much broader shaft than can be assumed for the present specimens. *Aquilavus depredator* and *A. priscus* (both from St.-Gérand-le-Puy, MN2, France) differ by a larger distal tarsometatarsus. *Aquilavus corroyi* (from the Paleogene of Quercy, France) is similar in size, but is distinguished by a shortened trochlea IV (in dorsal view) and a lacking plantar protuberance on trochlea II (in medial view).

Pumilio incertus (formerly in *Milvus*) from the Lower Miocene of St-Gérand-le-Puy (France) is metrically similar to the distal end of the tarsometatarsus from Sandelzhausen, but in distal view the medial processus of the trochlea metatarsalis II is shorter and the plantar processus of the trochlea metatarsalis IV is not present in *P. incertus*.

In the distal half of the tarsometatarsus of *Milvus deperditus* from the Lower Miocene of St-Gérand-le-Puy (France) the fossa metatarsi I is somewhat elongated proximally, thereby longer. Additionally, in contrast to the Sandelzhausen specimen, the processus of the trochlea metatarsalis II in dorsal view surpasses the trochlea distally and in distal view it arises from the trochlea metatarsalis II by a well-marked angle.

Hieraaetus edwardsi (Sansan, MN6, France) is similar in size, but differs in morphology: the trochlea metatarsalis III of *Hieraaetus edwardsi* is oriented more obliquely in dorsal view. *Palaeohierax gervaisii* (St-Gérand-le-Puy, MN2, France) is distinctly larger. *Milvus perditus* (St-Gérand-le-Puy, MN2, France) is only known by the holotype, a tarsometatarsus without trochlea II. In comparision the trochlea III is distinctly smaller. *Promilio incertus* (Chavroches, France) is similar in size, but differs by the lack of the plantarely protruding protuberance on the trochlea IV. *Pelargopappus magnus* and P. *schlosseri* (Phosphorites of Quercy, France, Eocene to Oligocene) as well as *Garganoaetus freudenthali* and *G. murivorus* (Gargano, Italy) are distincly larger.

Unfortunately there are some Neogene accipitrid taxa where both the tarsometatarsus and tibiotarsus are not known - like the fossil buzzard *Buteo pusillus* (carpometacarpus from La Grive, MN 7+8, Ballmann 1969a) or the fossil eagle *Haliaeetus piscator* (carpometacarpus and phalanges from Sansan, Milne-Edwards 1867-71, Cheneval 2000). After Ballmann (1973: 10f), the tarsometatarsus of buzzards and eagles can only be distinguished by characters of the proximal end, but which is not yet represented in Sandelzhausen. So with the present osteological knowledge of fossil accipitrids, a definitive systematic determination of these bones is not possible.

The claws are referred to this taxon on account of their size; they are too small to belong to the both larger taxa of accipitriforms from Sandelzhausen. Metrically the phalanges are very similar to the claws of digit IV and I/II of extant *Buteo buteo*.

Accipitriformes gen. et sp. indet. B
(fig. 5)

Material and measurements (mm):

BSP 1959 II
Phalanx I 1 dext. 8376 L: 23.5, Bp: 9.5, Hp: 5.1, KC: 5.0, BTd: 5.7
Phalanx I 1 dext. 8377 L: 23.3, Bp: 9.7, Hp: 5.5, KC: 5.3, BTd: 6.0

Description:

Phalanx I 1: Both specimens are complete. The proximal end is dorsoplantarely flattened and shows a medial indentation. The plantar side of the shaft is weakly concave. The distal trochlea is flattened proximally.

Comparison and discussion: These phalanges represent the middle-sized of the three recorded accipitriform taxa. As mentioned before, taxon A is comparable in size with extant *Buteo buteo* and taxon C is in the size range of the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*), which will be shown below. Compared with these species and considering the sexual dimorphism, the phalanges I 1 are definitively too big to belong to the accipitrid taxon A and too small to belong to the accipitrid taxon C.

There are only a few taxonomically determined fossil phalanx I 1. Three specimens are known from Sansan and determined all to belong to *Hieraeetus edwardsi* (Cheneval 2000: 341, tab. 2). According to own studies the variation in size of these phalanges seems to be too large to refer them all to the same species. The phalanx I 1 from Sandelzhausen correspond to the two smaller specimens from Sansan.

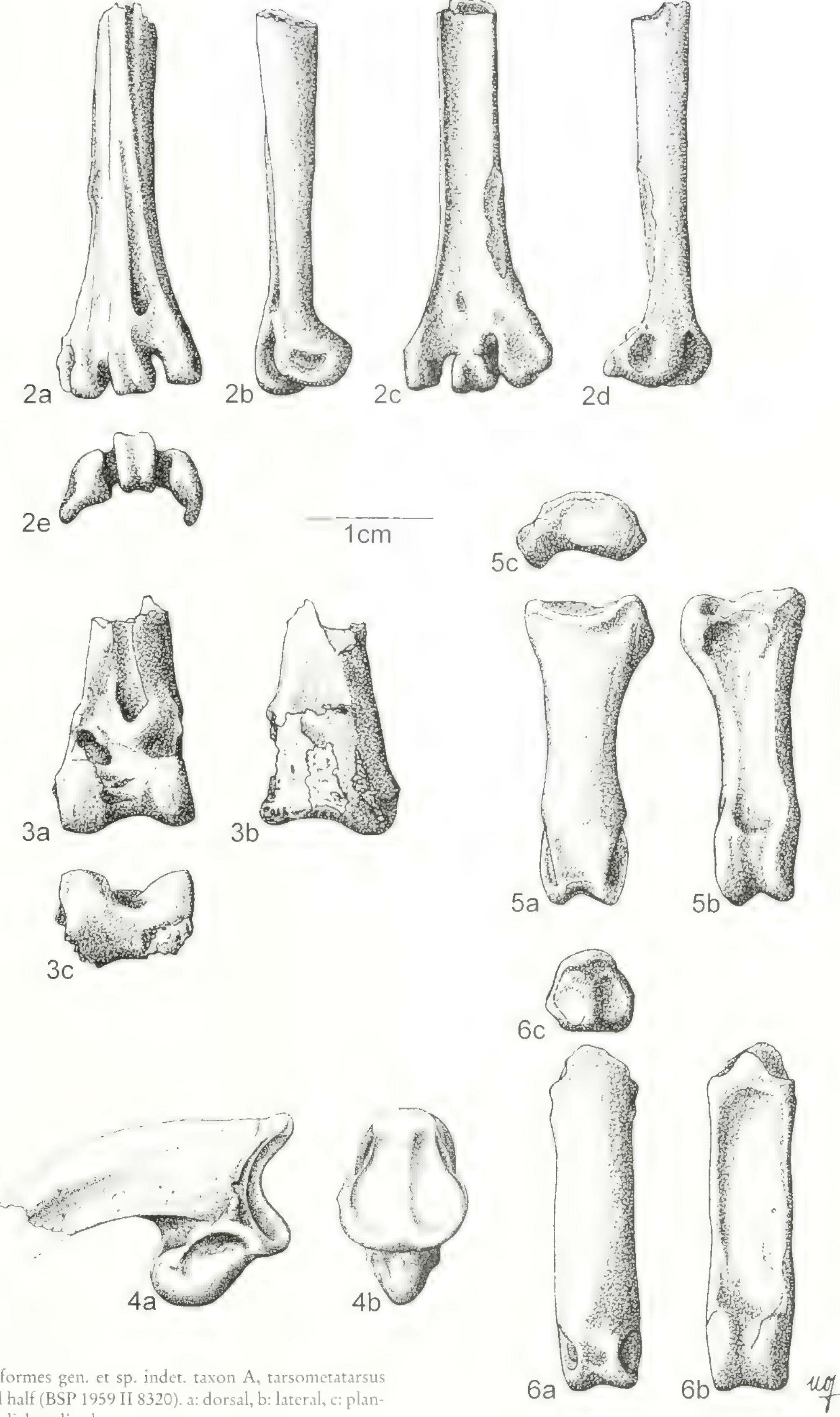


Fig. 2: Accipitriformes gen. et sp. indet. taxon A, tarsometatarsus sin. distal half (BSP 1959 II 8320). a: dorsal, b: lateral, c: plantar, d: medial, e: distal.

Fig. 3: Accipitriformes gen. et sp. indet. taxon A, tibiotarsus sin. distal end (BSP 1959 II 8308). a: cranial, b: caudal, c: distal.

Fig. 4: Accipitriformes gen. et sp. indet. taxon C, phalanx I/II terminalis (claw) (BSP 1959 II 8327). a: lateral/medial, b: proximal.

Fig. 5: Accipitriformes gen. et sp. indet. taxon B, phalanx I 1 dext. (BSP 1959 II 8377). a: dorsal, b: plantar, c: proximal.

Fig. 6: Accipitriformes gen. et sp. indet. taxon C, Phalanx III 3 (BSP 1959 II 8378). a: dorsal, b: plantar, c: proximal.

Accipitriformes gen. et sp. indet. C
(figs. 4, 6)

Material and measurements (mm):

		BSP 1959 II
Phalanx I/II terminalis (claw)	8326	Bp: 8.6, Hp: 9.8, HpA: 15.3
Phalanx I/II terminalis (claw)	8327	Bp: 9.1, Hp: 10.5, HpA: 15.1
Phalanx III 3	8378	GL: 26.0, Bp: 6.6, Hp: 6.2, BTd: 6.4

Description:

Phalanx I/II terminalis (claw): The two claws with broken off tips belong to the digit I or II. Both specimen show a long apophysis extensoris and apophysis flexoris. Both the apophysis extensoris and flexoris of BSP 1959 II 8327 are a little longer than those of BSP 1959 II 8326, especially in dorsal and plantar view. The proximal two-parted articular facet is pyriform and symmetrical.

Phalanx III 3: In lateral view the phalanx is bent proximally convex. The proximal two-parted articular facet is relatively symmetrical. The plantar side of the corpus is concave. The distal trochlea is dorsoplantarely flattened.

Comparison and discussion: These phalangeal remains represent the large sized accipitrid taxon. In lateral view the claws show a characteristic apophysis extensoris as well as a long protruding slender apophysis flexoris. Both features are known from buzzards, eagles and hawks. Vultures, however, generally do not show a clear apophysis extensoris (BALLMANN 1973: 12). The claws are distinctly larger than those of *Hieraaetus edwardsi* from the Middle Miocene of Sansan (France, see MILNE-EDWARDS 1867-71, CHENEVAL 2000). However, they are morphometrically similar to those from St-Gérand-le-Puy (France, Lower Miocene, see MILNE-EDWARDS 1867-71: pl. 183, figs. 17-21), which are not taxonomically determined.

In comparison with extant accipitriforms the phalanx III 3 is very close in size and morphology to that of the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*). Compared with the few known suitable fossils, the phalanges III 3 of *Hieraeetus edwardsi* from Sansan are smaller (see CHENEVAL 2000: tab. 2), and a single undetermined specimen from St-Gérand-le-Puy (MILNE-EDWARDS 1867-71: pl. 183, fig. 26-29) is larger and somewhat more slender. Very close in size and morphology are the fossils of *Haliaetus piscator* from Sansan (CHENEVAL 2000: 337ff). But the scanty material allows no allocation.

Order Galliformes TEMMINCK, 1820

Family Phasianidae VIGORS, 1825

The galliforms are represented by 3 taxa of Phasianidae in the avifauna of Sandelzhausen. Within the galliforms partridges are in general represented more abundantly in the European Miocene than pheasants (CHENEVAL 2000: 343), as is the case in Sandelzhausen. Most of the galliform remains of Sandelzhausen belong to *Palaeortyx intermedia* followed in quantity by *Miophasianus altus*; only two fragments represent a tiny Phasianidae indet.. *Palaeortyx intermedia* has been known from older deposits and can now be confirmed in MN 5 (tab. 6).

Genus *Miophasianus* LAMBRECHT, 1933

Miophasianus altus (MILNE-EDWARDS, 1869)
(pl. 2, figs. 1-4)

Synonymy:

* v 1869 *Phasianus altus*, nov. sp. – MILNE-EDWARDS, vol. 2: 239-241, pl. 131, fig. 27-36.
v 2000 *Miophasianus altus* (MILNE-EDWARDS, 1869-71) – CHENEVAL: 351-352, figs. 9-11 (with synonymy).

Lectotype: tarsometatarsus dext., prox. end (MNHN Sa 1221), lectotype fixation by CHENEVAL (2000: 351f), figured in MILNE-EDWARDS (1869-71: pl. 131, fig. 27-29).

Locus typicus: Sansan (Gers, France).

Stratum typicum: Middle Miocene, Astarac, MN 6.

Original diagnosis: MILNE-EDWARDS (1869-1971: 239ff): «L'une d'elles [Gallinacés de Sansan] paraît très-voisine des Faisans, et à raison de ses dimensions, je l'ai désignée sous le nom de *Phasianus altus*.»

«La portion supérieure du métatarse de ce Faisan présente en effet les charactères propres aux oiseaux dont le genre

Plate 2

Figures 1-4 in natural size, figures 5-10 in double size.

Miophasianus altus (MILNE-EDWARDS, 1869)

Fig. 1: Femur sin.; a: cranial, b: caudal, c: proximal, d: distal (BSP 1959 II 8382).
Fig. 2: Tarsometatarsus dext.; a: dorsal, b: plantar, c: distal (BSP 1959 II 2207).
Fig. 3: Ulna dext. distal end; a: dorsal, b: ventral (BSP 1959 II 8980).
Fig. 4: Tibiotarsus sin.; a: cranial, b: lateral, c: caudal, d: proximal, e: distal (BSP 1959 II 8381).

Palaeortyx intermedia BALLMANN, 1969

Fig. 5: Tarsometatarsus sin., distal end; a: dorsal, b: plantar (SMNS 54006/1).
Fig. 6: Humerus sin., distal end; a: cranial, b: caudal (BSP 1959 II 8273).
Fig. 7: Phalanx dig. II 1 dext.; a: dorsal, b: ventral (BSP 1959 II 8331).
Fig. 8: Coracoid sin.; dorsal (BSP 1959 II 8270).
Fig. 9: Tibiotarsus dext., distal end; a: cranial, b: caudal (BSP 1959 II 8307).

Phasianidae indet.

10: Carpometacarpus dext., distal 2/3; dorsal (BSP 1959 II 8291).


1a
1b
1c
1d
2a
2b
2c
3a
3b
1cm
4a
4b
4c
4d
4e
5
5mm
6a
6b
7a
7b
8a
8b
9a
9b
10

Phasianus se compose, et elle ressemble plus à celle du Faisan commune qu'à toute autre espèce. L'impreinte d'insertion du muscle tibial antérieur est située un peu plus bas que d'ordinaire; elle est unique et assez saillante. La dépression qui la surmonte est évasée, et, au fond, on aperçoit l'ouverture des deux pertuis supérieurs qui sont placés à la même hauteur. La coulisse de l'extenseur des doigts est assez large et limitée de chaque côté par une petite crête bien marquée. Les facettes articulaires tibiales, situées à peu près au même niveau, sont grandes, arrondies et séparées par une tubérosité intercondylienne peu saillante. Le talon est bien développé; la gouttière tubulaire est largement ouvert, et sa surface postérieure présente trois coulisses dont l'externe très-courte est séparée de l'interne par une crête forte et arrondie. [...] ...cet os [métatarse]...aurait dépassé en longueur celui du plus grand Phasianide actuel, le *Crossoptylon auritum*... . [..]»

«La tête articulaire inférieure [du tibia] est presque aussi grosse que celle de Paon; mais le corps de l'os est notablement plus grêle. [...] La coulisse de l'extenseur commune des doigts est évasée, mais sa lèvre interne est peu saillante. Le pont osseux sustendineux est moins large que chez le Tétras et disposé comme dans le genre *Phasianus*. La coulisse du court péronier est située sur le bord externe et limitée de chaque côté par une petite crête bien accusée. Le condyle externe est peu élargi et la gorge intercondylienne antérieure est plus évasée et moins profonde que chez les Paons. La gorge rotulienne est lisse et ses bords sont très-saillants latéralement. [...] A raison de sa taille, on ne peut pas davantage le [*Phasianus altus*] confondre avec les espèces provenant de Pikermi et décrites par M. GAUDRY sous le nom de *Phasianus archiaci* et de *Gallus aesculapi*.»

Stratigraphical and geographical distribution: France: La Grive (Middle Miocene, MN7+8, BALLMANN 1969b), Sansan (Middle Miocene, MN6, CHENEVAL 2000), Vieux Collonges (Lower Miocene, MN4; BALLMANN 1972: *Miophasianus* sp., might belong to *M. altus* after CHENEVAL 2000: 352). Germany: Attenfeld (Middle Miocene, MN6?; SCHLOSSER 1916), Dechbetten near Regensburg (Middle Miocene, MN5, VON AMMON 1918: *M. augustus*), Oehningen (Middle Miocene, MN7, LYDEKKER 1891), Steinheim (Middle Miocene, MN7, HEIZMANN & HESSE 1995). Poland: Przeworno II (Middle Miocene, MN6-7, BOCHENSKI 1987). Slovakia: Devinska Nova Ves (= Neudorf an der March, Middle Miocene, MN 6, ŠVEC 1986). Spain: Corcolès (Middle Miocene, MN 5, ALFÉREZ et al. 1982: *Miophasianus* sp., may belong to *M. altus* after CHENEVAL 2000: 352), Valles Penedes (Upper Miocene, VILLALTA & CRUSAFONT PAIRO 1950).

Material and measurements (mm):

	BSP 1959 II	
Scapula sin., cran. end	8383c	Dc: 16.1, B: 6.5
Humerus dext., fragm.	8383d	Bp:((18)), Bd: ((17.5)) strongly deformed
Ulna dext., dist. third	8980	KC: 6.6, Dd: 13.7, Bd (Trochlea): 11.8
Femur sin.	8382	GL: 116, L: 109, Bp: 24.0, Tp: 14.3, KC: 9.5, Bd: 21.7, Td: 17.5
TT sin.	8381	GL: (188), La: 178, Dp: ((32)) KC: 8.8, Bd: 17.5, Td: 16.3
TT dext., dist. end, fragm.	8314	Td: (16.3)
TT sin., dist. end	8383a	Bd: 13.4, Td: 12.7
TT dext., dist. end	8383b	Bd: 12.9, Td: (12.6)
TMT dext., male, dist. half	2207	Bd: 17.8
TMT dext., female, dist. half	8995	-

Species	Locality	Age	Collection	GL	Bp	Tp	KC	Bd	Td
Scapula									
Miophasianus altus	Steinheim, D	MN7	SMNS	-	-	-	(15.2-15.4) [2]	-	-
Humerus									
Miophasianus altus	La Grive, F	MN7+8	ML, FSL, BMNH	103.2	24.3-26.1 [4]	-	9.9	20.7-21.1 [2]	-
	Steinheim, D	MN7	SMNS	100.5	(25.9)-27.0 [2]	-	9.6-10.0 [2]	19.7-21.0 [2]	-
Palaeoperdix medius	La Grive, F	MN7+8	ML	-	17.7	-	6.4	-	-
	Przeworno II, Pl	MN6-7	ISEAK	-	(15.5)-16.4	-	-	-	-
Femur									
Miophasianus altus	Steinheim, D	MN7	SMNS	101	21	-	-	19	-
	Dechbetten, D	MN5	?	100	20	-	-	20	-
TT									
Miophasianus altus	Sansan*, F	MN6	MNHN	-			7.8	>16	15.1
	La Grive, F	MN7+8	FSL	-	-	-	8.3	13.3-15.8 [2]	12.2-15.8 [3]
	Can Mas, E	MN3	?	-	-	-	-	16	-
	Steinheim, D	MN7	SMNS	-	-	-	-	15-16 [3]	15-16 [3]
Palaeoperdix medius	La Grive, F	MN7+8	FSL	-	-	-	-	(10)	(10.1)-10.3 [2]
	Przeworno II, Pl	MN6-7	ISEAK					10.7	(10.5)
TMT									
Miophasianus altus	Sansan*, F	MN6	MNHN*	-	15.3	13.7			
	La Grive, F	MN7+8	ML, FSL, BMNH	-	15.1-18.5 [7]	15.4-16.5 [3]	7.5 [2]	16.4-18.0 [3]	-
Palaeoperdix medius	Sansan*, F	MN6	MNHN*	-	-	-	-	12.0	-
	La Grive, F	MN7+8	ML, FSL	-	(10.5)-12.0 [4]	11.2-12.0 [2]	5.2-(5.4) [2]	-	11.3

Tab. 2: Comparison of measurements (mm) of *Miophasianus altus* and *Palaeoperdix medius*. Own measurements, except those from Przeworno II (from BOCHENSKI 1987, tab. 2). Dechbetten (from VON AMMON 1918, formerly *Phasianus augustus*), and Can Mas (SANCHEZ-MARCO 1999). Type locality marked by ; estimated measurements in ( ); number of specimen in [ ].

All the remains with the Coll. No. BSP 1959 II 8383 apparently belong to the same individual since all of these bones were found within close proximity of one another. The same is applicable for the well-preserved femur and tibiotarsus (BSP 1959 II 8381-8382).

Description:

Scapula: The cranial extremity and a part of the affiliated crushed corpus are preserved. Although the acromion is slightly damaged, it can be recognized to be long, longer than in extant *Phasianus colchicus*.

Humerus: Proximal half and distal third of one humerus are badly crushed craniocaudally; proximal extremity additionally deformed dorsoventrally. The epicondylus ventralis is broken off. The condyli ventralis and dorsalis are galliform-shaped.

Ulna: The cross-section of the corpus is triangular. The incisura tuberculi carpalis is narrow and deep. The condylus ventralis ulnae is pointed and protruding distally. The sulcus intercondylaris is deepest in the cranial half.

Femur: Complete and well preserved; only the proximal ridge of the trochanter femoris is slightly damaged. The caput femoris shows two foveae ligamenti capitis, with the cranial one a little larger than the caudal one. The trochanter femoris is cranially non pneumatic like in pheasants; instead there are just two slight dents. Laterocaudally the trochanter major ends in a projecting ridge. In lateral view well-marked impressiones obturatoriae (proximocaudally), an impressio musculi iliotrochanterici postererior (proximocranially) and below this, an impressio musculi iliotrochanterici anterior and the impressiones musculi iliofemoralis and ischiofemoralis (see BALLMANN 1969b) can be observed. The sharp-edged crista trochanteris flows into the linea intermuscularis cranialis, which extends distally to the medial condyle. The linea intermuscularis caudalis starts medially below the femoral caput and takes its course over the middle of the cranial corpus distally to the medial condyle. The corpus is slightly bent mediocaudally. The distal end of the femur is marked in cranial view by a broad sulcus patellaris and in medial view by a prominent proximocranial projection of the condylus medialis and by a large impression of the ligamentum collaterale mediale. Conspicious in caudal view of the distal extremity is a large and distinct impressio ansae musculi iliofibularis. The supracondylar fossa poplitea is characteristically divided by two horizontal lineae.

Tibiotarsus: represented by the most specimens; three distal ends [BSP 1959 II 8383 a+b, BSP 1959 II 8314 (only a lateral half of the distal extremity, largest tibiotarsus specimen)] and one complete tibiotarsus (BSP 1959 II 8381), which is described here. The tibiotarsus is straight and slender. The surface of the proximal extremitas is damaged; the crista patellaris, crista cnemialis cranialis and facies articulares lateralis and medialis are only partly preserved. Width of the facies articulares lateralis and medialis is about 20 mm. The crista fibularis is about 35 mm long. The cross section of the corpus is transverse-oval; two weak parallel ridges (linea interna and externa musculi peronei) along the lateral corpus side start from below the crista fibularis. Along the distal shaft lineas bound the sulcus peronei brevi; the lateral ridge (linea externa) flows into the longish tuberculum retinaculi m. fibularis. The apophysis externa ligamenti obliqui is strong but blunt. The apophysis interna ligamenti obliqui is pointed. The sulcus extensorius tapers upwards in the lower third. The pons supratendineus is cranially weakly concave. The condylus medialis is somewhat more slender and proximally shorter than the condylus lateralis. The incisura intercondylaris cranially bears two transverse impressiones ligamenti intercondylaris, whereby the distal one is deeper (especially medially) than the proximal one. Caudally the trochlea cartilaginis tibialis is sharp-crested on both sides.

Tarsometatarsus: only two distal halfs are preserved. BSP 1959 II 2207 (male): The corpus is craniocaudally compressed. A spur is present, but partly broken off. The plantar processus of the trochlea metatarsi IV is broken off. The trochlea metatarsi IV is somewhat shorter distally than the trochlea metatarsi II. The incisura intertrochlearis lateralis is wide. BSP 1959 II 8995 (female): The corpus is smashed, the trochlea II is broken off. There is a crista plantaris medialis along the medioplantar side of the shaft strong, but without a spur. This tarsometatarsus is a little smaller and more gracile than the male tarsometatarsus (BSP 1959 II 2207).

Comparison and discussion: *Miophasianus altus* is the largest species of phasianids from the European Miocene. Following ©VEC (1986), BOCHENSKI (1987) and CHENEVAL (2000) the species *Miophasianus desnoyersi* (MILNE-EDWARDS 1869-71), only known by a carpometacarpus from Touraine, France, and *Phasianus augustus* (VON AMMON 1918), represented only by a femur from Dechbetten near Regensburg, Germany, can be synonymized with *M. altus*. The validity of the taxon *Miophasianus maximus* (LYDEKKER 1893), only documented by a coracoid from La Grive, France, is not yet verified.

The smaller species *Miophasianus medius* was moved to *Palaeoperdix* by CHENEVAL (2000); it is recorded in France (La Grive: BALLMANN 1969a, Sansan: CHENEVAL 2000), SW-Poland (Przeworno II: BOCHENSKI 1987) and Germany (Steinheim: HEIZMANN & HESSE 1995). Therefore, the genus *Miophasianus* contains only one species.

BALLMANN (1969a) and CHENEVAL (2000: 343) emphasize the approximation of *M. altus* to peacocks within the Phasianinae.

The scapula is morphometrically close to the only known scapulae of *M. altus* from Steinheim (SMNS 50881, 57963), where the acromion also is broken off.

The femora of *M. altus* have, as yet, been rarely found; the femur from Sandelzhausen is the largest known.

The complete tibiotarsus (BSP 1959 II 8382) is the largest known of *M. altus*. An additional distal tibiotarsus fragment can be assumed to be the same size. The other tibiotarsal remains are smaller (BSP 1959 II 8383a+b), but anyway larger than those of *P. medius* (tab. 2). Remains of similar small-sized *M. altus* are also found in La Grive. As previously recognized (e. g. HEIZMANN & HESSE 1995, *M. altus* from Steinheim), *Miophasianus* and the galliforms in general (e. g. ERBERSDOBLER 1968) show a sexual dimorphism with respect to size; males are distinctly larger than females. For the distal width of the tibiotarsus in extant *Phasianus colchicus* the maximum range within both males and females can be calculated (by the

measurements from ERBERSDOBLER 1968: 45, Bd max.: 11.8 mm, Bd min.: 8.8 mm) to be 34%; the variation of the same measurements of the fossil tibiotarsi studied here, is 35% (Bd max.: 17.5 mm, Bd min.: 12.9 mm). Therefore, the size range of the fossils is close to the maximum variation in extant *Phasianus colchicus*.

The two tarsometatarsi, one with the rest of a spur and one without any spur, represents each a male and a female individual, whereby the female specimen is smaller.

The species *Miophasianus altus* is represented in Sandelzhausen by at least 5 individuals.

Genus *Palaeortyx* MILNE-EDWARDS, 1869

Palaeortyx intermedia BALLMANN, 1969

(pl. 1, figs. 5-9)

Synonymy:

* v 1969b *Palaeortyx? intermedia* n. sp. – BALLMANN: 33-34, pl. 1, figs. 1, 2.
v 1992 *Palaeortyx intermedia* BALLMANN 1966 – MOURER-CHAUVIRE: 87, figs. 5h, i, 10a, b, n, 11a, d, e (with synonymy).

Diagnosis: see BALLMANN (1969b: 33). „Kleiner Hühnervogel, in der Größe zwischen *Palaeortyx gallica* und *Palaeortyx phasianoides*. [...]" - For the osteological characters of the different bones see the descriptions in BALLMANN 1969b: 31, 33.

Lectotype: Coracoid (BSP 1937 II 18103), figured in BALLMANN (1969b: pl. 1, fig. 1-2).

Locus typicus: Wintershof-West, Southern Germany.

Stratum typicum: Lower Miocene, MN3.

Stratigraphical and geographical distribution: France: Phosphorites of Quercy (Eocene to Oligocene, MOURER-CHAUVIRE 1992), St.-Gérand-le-Puy (Lower Miocene, MN2; MILNE-EDWARDS 1867-71; MLÍKOVSKÝ 2000b does not approve *P. intermedia* in St.-Gérand-le-Puy, but put it into synonymy with *P. phasianoides*), Vieux-Collonges (Lower Miocene?, MN4?, BALLMANN 1972). Germany: Wintershof-West (Lower Miocene, MN3; BALLMANN 1969b) and Sandelzhausen (early Middle Miocene, MN5). Austria: Grund (early Middle Miocene, MN5, cf. *P. intermedia*, GOHLICH in press b).

Material and measurements (mm):

	BSP 1959 II	
Coracoid sin., prox. 2/3	8270	KC: 3.7
Humerus sin., dist half	8273	KC: 3.9, Bd: 10.1
Humerus sin., dist. end	8275	Bd: 10.3
Humerus sin., dist. end	8981	Bd: 10.3
Humerus dext., dist. end	8384	Bd: 10.0
Ulna sin., dist. half	8283	KC: 3.7, Dd: 6.6
Phalanx proximalis digiti majoris dext.	8331	GL: 10.4
Phalanx proximalis digiti majoris sin.	8333	GL: 10.0
Phalanx proximalis digiti majoris sin.	8334	GL: 10.8
Phalanx proximalis digiti majoris dext.	8335	GL: 10.4
TT dext., dist. half	8307	Bd: 7.5, Td: 7.1
TT dext., dist. half	8311	KC: 3.7, Bd: 7.0, Td: (7.2)
TT sin., dist. half	8310	KC: 3.4, Bd: 7.0, Td: 6.9
TT dext., dist. end	8306	Bd: 7.1, Td: 7.1
TT sin., dist. end	8315	Bd: 7.0, Td: 7.1
TT sin., dist. end	8316	Bd: 6.5, Td: (6.4)
TT dext., dist. end	8317	Bd: 6.8
TMT dext., dist. fragment	8322	trochlea metatarsi III: B: 3.0, T: 4.1
TT sin., corpus	8325	KC: 3.6

Material and measurements (mm) (continued):

	SMNS	
TMT sin., dist. fragment	54006/1	trochlea metatarsi III: B: 3.2, T: 4.5

Description:

Coracoid: The caudal end including facies is broken off. The processus procoracoideus is short and blunt. Foramen pneumaticum is absent. The impressio ligamentum acrocoracohumeralis is distinct and concave. The facies articularis scapularis is oriented obliquely to the longitudinal axis, its caudal half is a little concave. In medial view, the caudal end of the tuberculum brachiale is straight.

Humerus: Only distal ends are represented. The insertion of the musculus entepicondylo-radialis sublimis is located on the cranial crest of the epicondylus ventralis. The processus flexorius is lengthened ventrally in the distal direction, even surpassing the condylus ventralis; the processus flexorius is slender caudally and in ventral view its distal end is rather pointed in comparison. The condylus ventralis is strongly swollen distally, with distinct incisures to the condylus dorsalis and to the epicondylus ventralis. The fossa musculi brachialis lies very close to the ventral margin of the bone. Medially it is bordered by a sharp crest which flows into the tuberculum supracondylare ventrale. This is especially prominent in specimen BSP 1959 II 8273. On the cranial side above the processus supracondylaris dorsalis there is a roundish facet for the musculus extensor metacarpi radialis. Caudally a weak fossa olecrani is present; this is most distinct in specimen BSP 1959 II 8346.

Ulna: One distal half of an ulna is available. The condylus dorsalis ulnaris is distinct larger than the condylus ventralis ulnaris. The latter is distally sharp and protruding distally. The incisura tendinosa is indistinct.

Phalanx II 1 dig.: Four complete phalanges proximales digiti majoris are preserved. The small phalanges are short. The pila cranialis phalangis is flattened cranially and broadens distally. The fossa ventralis is longish-oval and deep. In ventral view the pila and fossa are about the same width in the middle of the bone. The fossa dorsalis is shallow and separated craniodistally to caudoproximally by a very weak bulge. In dorsal view the pila is thin and sharp-crested. The proximal facies articularis metacarpalis shows two parallel oblique crests, surpassed by the caudal end of the facies. The distal facies articularis phalangealis is an inverted heart shape.

Tibiotarsus: Represented only by distal halves or ends. The corpus and distal end is slender. The condylus medialis is thinner than the condylus lateralis. The incisura intercondylaris bears two vertical ligamental grooves. Cranially above the condylus lateralis, laterally of the pons supratendineus and at the level of the distal opening of the canalis extensorius there is a stout tubercle. The canalis extensorius runs a little oblique from distally medial to proximally lateral. The sulcus extensorius is midwidth of the corpus. Craniolaterally at the level of the proximal opening of the canalis extensorius, the sulcus peronei brevi begins. Specimen BSP 1959 II 8307 differs from the others by a more roundish shape of the distal opening of the canalis extensorius and by somewhat closer ligamental grooves in the incisura intercondylaris. These morphological deviation are apparently to due to variability.

Tarsometatarsus: Only three fragments are preserved; one corpus with neither proximal nor distal ends (BSP 1959 II 8325), one fragmentary distal end with only the trochlea metatarsi II and III (SMNS 54006/1), and one fragmentary distal end with only the trochlea metatarsi III (BSP 1959 II 8322). In addition to the foramen vasculare distale, the specimen SMNS 54006/1 shows another tiny foramen at the same level, but above the incisure between the trochleae metatarsi III and IV. In distal view the plantar process of the trochlea metatarsi IV is oriented plantolaterally.

Comparison and discussion: For comparisons the following Neogene European galliform taxa were considered: *Palaeortyx phasianoides*, *P. gallica*, *P. prisca* (new combination and including *P. sansaniensis*, after CHENEVAL 2000), *P. brevipes*, *P. grivensis*, and *P. depereti* [which might be synonymous with *P. grivensis* after BALLMANN (1969a: 181, 1973: 25)], *Palaeocryptonyx grivensis*, *P. donnezani*, *P. hungaricus*, *P. edwardsi*, *Palaeoperdix longipes*, *P. sansaniensis*, *Plioperdix joleaudi*, *P. ponticus*, *P. capeki*, *P. subfrancolinus*, *Alectoris bavarica*, *Taoperdix miocaena*, *Coturnix miocaena*.

The present specimens of *Palaeortyx intermedia* differ from *P. phasianoides* by their smaller and from *P. gallica*, *P. brevipes*, *P. grivensis*, and *P. depereti* by their larger size (tab. 3, 4, 5). As typical for the humerus of *Palaeortyx* (BALLMANN 1969b: 31), the processus flexorius is slender and caudally crest-like and the condylus ventralis is distally swollen. One of the more distinctive characters between *Palaeortyx* and *Palaeocryptonyx*, namely the more shallow fossa pneumotricipitalis in the latter, can not be considered due to lack of proximal humerus remains in the Sandelzhausen material. However, with respect to their larger size, they differ from all species of *Palaeocryptonyx* from La Grive, (France, MN 7+8; BALLMANN 1969a) and Perpignan (France, MN 15, DEPERET 1890). Following BALLMANN (1969b: 31), the straight caudal end of the tuberculum brachiale of the coracoid (in medial view) is typical for *Palaeortyx*. The coracoid corresponds well morphometrically with the type coracoid of *P. intermedia* from Wintershof-West, Germany. Although the tarsometatarsi are only preserved very fragmentary, these remains correspond well in direct comparison with those of *P. intermedia* from St.-Gérand-le-Puy. Until now no phalanx II 1 dig. of *P. intermedia* has been described. However, due to their galliform shape and their size, these remains are referred to *P. intermedia*.

In general, *Palaeoperdix longipes*, represented only by a few specimens from Sansan (France, MN6; CHENEVAL 2000), differs by its larger dimensions. Additionally the distal humeri of *P. longipes* are distinguished by a distinctly ventrodistally shorter entepicondyle. Measurements of the available fragmentary ulna and tibiotarsus correspond to those of *Palaeoperdix prisca*.

Species	Locality	Age	Collection	GL	Bp	KC	Bd
humerus							
Palaeortyx phasianoides	Wintershof-West, D	MN3	BSP	53.5-59.0 [3]	14.5-15.9 [3]	4.5-5.6 [3]	11.1- 12.1 [3]
Palaeortyx phasianoides grivensis (incl. *Palaeortyx edwardsi*, see BALLMANN 1969b)	La Grive*, F	MN7+8	FSL, ML, BMNH	55.7-56.7 [4]	13.0-15 [7]	4.3-5.2 [4]	9.4-11.4 [7]
Palaeortyx grivensis (incl *Palaeortyx depereti*, see BALLMANN 1969b: 181, 1973: 25)	La Grive*, F	MN7+8	ML, FSL	32.9-37.0 [7]	8.0-9.3 [10]	2.7-3.3 [10]	6.1-7.5 [10]
	Gargano, I	MN13-14	RGM	30-33 [20]	-	-	-
Palaeortyx brevipes	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2	MNHN	35.6-35.7 [2]	8.2-9.3 [2]	2.6-3.0 [2]	7.0-7.2 [2]
	Phosphorites of Quercy		NMB	33.7	8.4	3.0	6.6
Palaeortyx gallica	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2	MNHN	42.4-43.2 [3]	10.7-11.2 [4]	3.5-4.9 [5]	8.0-8.6 [4]
Palaeortyx? gallica	Vieux-Collonges, F	MN4	FSL	(36)	-	-	-
Palaeortyx intermedia	Wintershof-West*, D	MN3	BSP	47.5-50.6 [8]	12.8-14.1 [4]	4.1-4.9 [7]	9.8-10.7 [6]
Palaeortyx prisca	Sansan*, F	MN6	MNHN	(43.3)	12.0-12.3 [2]	-	-
Alectoris bavarica	Wintershof-West*, D	MN3	BSP	-	-	5.2	-
Taoperdix miocaena	Wintershof-West*, D	MN3	BSP	-	-	4.5-4.9 [3]	10.9-11.0 [2]
Palaeoperdix longipes	Sansan*, F	MN6	MNHN	-	-	-	12.0-12.5 [2]
Palaeocryptonyx grivensis	La Grive*, F	MN7+8	ML	37.1	9.6	3.5	(7.0)
Palaeocryptonyx donnezani	Perpignan*, F	MN15	FSL	38.2	10.1	3.3	7.2
Palaeocryptonyx edwardsi (incl. *Palaeortyx miocaena*, *Palaeocryptonyx gaillardi*, see BALLMANN 1969a)	La Grive*, F	MN7+8	FSL, ML	44.3-47.3 [6]	11.4-12.4 [9]	4.2-4.7 [4]	8.7-9.9 [4]
Palaeocryptonyx? miocaena	Polgárdi, H	MN13	MAFI	37-38 [5]	8.8-9.7 [4]	3.3-3.9 [5]	6.8-7.6 [4]
Plioperdix joleaudi	La Grive*, F	MN7+8	ML	28.8	7.5	2.5	5.6

Tab. 3: Comparison of measurements of humeri of Tertiary European Phasianidae and Gallinuloididae. Own measurements, except those from Polgárdi (JANOSSY 1991) and Gargano (BALLMANN 1973). Type locality marked by *; estimated measurements in ( ); number of specimen in [ ].

In difference to *Taoperdix miocaena* from Wintershof-West (BALLMANN 1969b) the following characters are observed in the Sandelzhausen *P. intermedia*. The distal humeri are somewhat smaller, the insertion of the musculus entepicondylo-radialis sublimis is on the cranial crest of the entepicondyle instead of the ventral side of the epicondylus ventralis; the processus flexorius (in caudal view) is more lengthened ventrodistally and the distal end (in ventral view) is somewhat more pointed, instead of blunt and rounded. The distal tarsometatarsus lacks this characteristic little dent dorsally above the trochlea metatarsi III, which is present in the only known tarsometatarsus of *T. miocaena* (BSP 1937 II 18112).

Species	Locality	Age	Collection	GL	L	Dp	KC	Bd	Td
TT									
Palaeortyx phasianoides	Wintershof-West, D	MN3	BSP	-	-	13.8-14.3 [2]	3.7-3 8 [3]	8 0	7.9
Palaeortyx phasianoides grivensis	La Grive*, F	MN7+8	FSL	69.7-70 [3]	67.4-68.2 [3]	12 0-12.5 [3]	3.7-4.0 [7]	7.0-7.8 [4]	7.7-8.1 [4]
Palaeortyx grivensis	Gargano, I	MN13-14	RGM	41.5-42 [3]	-	-	-	-	-
Palaeortyx brevipes	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2	MNHN	50.1	48.5	7.1	2.2 [2]	4.2-4.7 [2]	4.1-4.5 [2]
Palaeortyx gallica	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2	MNHN	58 6	56.5	9.1	2.6-2.9 [4]	5.3-6.0 [3]	5.2-6.0 [3]
Palaeortyx? intermedia	Wintershof-West*, D	MN3	BSP	-	-	-	3.3	6.2-7.1 [6]	6.1-7.2 [6]
Palaeortyx edwardsi	La Grive*, F	MN7+8	ML	-	-	12 6	-	-	-
Palaeortyx prisca	Sansan*, F	MN6	MNHN	-	-	-	2.9	5.5-6.7 [2]	5.6-6 6 [2]
Palaeocryptonyx donnezani	Perpignan*, F	MN15	FSL	-	-	10 8	-	5 4	-
Palaeocryptonyx edwardsi	La Grive*, F	MN7+8	FSL	-	-	(9.5)	3.1-3.3 [2]	(6.0) [2]	(6.0)

Tab. 4: Comparison of measurements of tibiotarsi of Tertiary European Phasianidae and Gallinuloididae. Own measurements except those from Gargano (BALLMANN 1973). Type locality marked by *; estimated measurements in ( ); number of specimen in [ ].

Species	Locality	Age	Collection	GL	Bp	Tp	KC	Bd
TMT								
Palaeortyx phasianoides	Wintershof-West, D	MN3	BSP	(39.5)-39.7 [2]	7.7-8.3 [4]	7.8-8.9 [3]	3.6-3.7 [4]	(8.9)
Palaeortyx phasianoides (incl. *Palaeortyx miocaena*, see BALLMANN 1969a: 179)	La Grive*, F	MN7+8	ML	43.8	8.6	8 5	3.6	8.9
Palaeortyx phasianoides grivensis (incl. some *Palaeortyx edwardsi*, see BALLMANN 1969a: 178)	La Grive*, F	MN7+8	FSL, BMNH	40.6-41.6 [2]	7.8-9.1 [7]	6 8-7.2 [4]	3.6-4.7 [7]	8.5-8.9 [2]
Palaeortyx grivensis (formerly *P. depereti*, BALLMANN 1973: 25)	La Grive*, F	MN7+8	ML	31.6	5.4	(5.3)	2.6	6.0
Palaeortyx grivensis	Gargano, I	MN13-14	RGM	21.5-24 [8]	-	-	-	-
Palaeortyx brevipes	St.-Gérand-le-Puy*, F Phosphorites of Quercy, F	MN2 Eocene /Oligocene	MNHN NMB	27.2 27.5	4.9 5.3	(4.1) 4.8	2.4 2.8	5.5 -
Palaeortyx gallica	St.-Gérand-le-Puy*, F	MN2	MNHN	34.4	5.8	5.4	2.7	5.0
Palaeortyx? intermedia	Wintershof-West*, D	MN3	BSP	-	-	-	3.2	-
Palaeortyx intermedia	Vieux-Collonges, F	MN4	FSL	-	-	-	-	-
Palaeortyx prisca	Sansan*, F	MN6	MNHN	-	7.1	6.4	-	-
Alectoris bavarica	Wintershof-West*, D	MN3	BSP	43 4	9.0	-	4.0	9.7
Taoperdix miocaena	Wintershof-West*, D	MN3	BSP	-	-	-	-	8.2
Palaeoperdix longipes	Sansan*, F	MN6	MNHN	-	8.6-9.7 [3]	8.4-9.0 [2]	4.0	-
Palaeortyx edwardsi	La Grive*, F	MN7+8	ML	46.0	10.7	-	4.7	10.8
Palaeocryptonyx donnezani	Perpignan*, F	MN15	FSL	-	(7.1)	-	3.4	-
Palaeocryptonyx edwardsi	La Grive*, F	MN7+8	FSL	37.0	(6.8) [2]	(6.6)	3.4-3.5 [2]	7.7
Palaeocryptonyx hungaricus	Polgárdi, H	MN13	MAFI	27.4-29.6 [4]	4.5-5.5 [4]	-	2.2-2.6 [4]	5.2-6.2 [4]

Tab. 5: Comparison of measurements of tarsometatarsi of Tertiary European Phasianidae and Gallinuloididae. Own measurements except those from Polgárdi (JANOSSY 1991) and Gargano (BALLMANN 1973). Type locality marked by *; estimated measurements in ( ); number of specimen in [ ]

The species of *Palaeocryptonyx* from La Grive (BALLMANN 1969a) and Perpignan (France; DEPERET 1890) are all of smaller dimensions. *Alectoris bavarica* is only represented from Wintershof-West (Germany; BALLMANN 1969b) and only by a damaged distal two thirds of both a humerus and a tarsometatarsus. In comparison, the humerus of *A. bavarica* is larger. *Plioperdix joleaudi*, *P. capeki*, and *P. ponticus* are distinguished by their smaller size (see MLÍKOVSKÝ 1995, tab.1). Only *P. subfrancolinus* coincides in the distal width of the humerus, but this taxon is known only from Plio-Pleistocene deposits (MLÍKOVSKÝ 1995: 116). *Miogallus longaevus*, represented only by a coracoid fragment from Regensburg (VON AMMON 1918, fig. 8), is distinctly larger. ?*Coturnix miocaena* is known only by a fragmentary carpometacarpus (VILLALTA 1963) and therefore can not be considered.

Phasianidae gen. sp. indet.
(pl. 2, fig. 10)

Material and measurements (mm):

	BSP 1959 II	
CMC dext., dist	8291	Dd: 4.3
TMT sin., dist fragm.	8321	trochlea metatarsi III: B: 2.3, T: 3.0

Description and discussion:

Tarsometatarsus: only the distal end with the trochleae metatarsi II and III is preserved.

Carpometacarpus: The distal third of the carpometacarpus, but only the metacarpale majus with the processus intermetacarpalis are present.

In side by side comparison, both remains are smaller than those of *Palaeortyx intermedia*. Because both specimens are very fragmentary, they are hardly comparable morphometrically. The distal width of the carpometacarpus is smaller than that of *Palaeortyx prisca* from Sansan (CHENEVAL 2000: tab. 3).

Order Strigiformes WAGLER, 1830

The strigiforms are represented only by phalangeal remains, mainly claws. More precise determination is not possible. Because of their size, two taxa of owls can be confirmed.

However, an allocation to the families Strigidae or Tytonidae is not possible on the basis of these phalangeal bones. Both families are known from the Middle Miocene; Strigidae are known since the Early Miocene (St-Gérand-le-Puy, MN2, France); Tytonidae are recorded since the Upper Eocene (Phosphorites of Quercy, France; MOURER-CHAUVIRÉ 1987). For morphometrical comparisons, the following extant owls were considered: *Strix aluco, Strix nebulosa, Strix uralensis, Nycta scandiaca, Asio otus, Asio flammeus, Bubo bobo, Otus scops, Ketupa zeylonensis, Tyto alba* (these studied extant species are housed in the SAPM).

Strigiformes gen. et sp. indet. A
(pl. 1, fig. 10)

Material and measurements (mm):

	SMNS	
Phalanx III terminalis sin. (claw)	54005/1	Bp: (7.5), Hp: 8.5, HpA: 12.2

Description: Phalanx III terminalis (claw): The tip of the claw is broken off. Along the medial side of the claw there is a weak ridge, typical only for the claw of the third digit. The apophysis extensoris is long but stout. The apophysis flexoris is short and broad in plantar view. The proximal two-parted articular facet is rounded and seems to have been symmetrical, but the lateral margin is slightly damaged.

Comparison and discussion: The terminal phalanges (claws) of the digit III are characterized by a weak ridge along their lateral side. Because there are two claws of digit III known from Sandelzhausen that differ distinctly in size, at least two taxa of owls can be distinguished. The claws of owls can be differentiated from those of accipitriforms by their rounded (not flattened) plantar facies of the claws and by their curve.

The size of this claw indicates a huge owl. Compared with extant strigiforms this claw is of the same size as the Horned Owl, *Bubo bubo*, the largest of the extant European owls. Claws of fossil owls are barely known and published and much less taxonomically determined.

Strigiformes gen. et sp. indet. B
(pl. 1, figs. 8-9)

Material and measurements (mm):

	BSP 1959 II	
Phalanx III 2	8336	GL: 20.0, Bp: 4.7, Hp: 5.0
Phalanx III terminalis sin. (claw)	8330	GL: (16.5), Bp: 5.5, Hp: 4.8, DHp: 7.8
Phalanx I? terminalis (claw)	8328	GL: (13.5), Bp: 3.6, Hp: 5.3, DHp: 8.0
Phalanx II? terminalis (claw)	8195	GL: (13.0), Bp: 3.9, Hp: 5.0, DHp: 6.9

Description:

Phalanx III 2: The complete phalanx is slender with an extraordinary long apophysis extensoris. The proximal two-parted articular facies is symmetrical. At its plantar margin there is a protruding, somewhat oblique peak in the middle. In lateral view the corpus is slightly bent proximally. There is a round dent proximal to the distal trochlea, the latter is dorsally flattened. The plantar side of the diaphysis is concave, especially in its proximal half and proximally the distal trochlea.

Phalanx III terminalis (claw): The outermost tip of the claw is broken off. Along the medial side of the claw there is a distinct ridge. The apophysis extensoris is long but stout. The apophysis flexoris is short and broad in plantar view. The proximal two-parted articular facet is symmetrical. This claw is distinctly smaller than that of the above mentioned strigiform species (A) from Sandelzhausen.

Phalanx I? terminalis (claw): The outermost tip of the slender claw is broken off. The apophysis extensoris is long. The apophysis flexoris is long and slender in plantar view. The proximal two-parted articular facet is symmetrical and mediolaterally flattened.

Phalanx II? terminalis: The outermost tip of the claw is broken off. The apophysis extensoris is long but stout and the apophysis flexoris is short and broad in plantar view. The proximal two-parted articular facet is symmetrical and mediolaterally flattened.

Comparison and discussion: These remains (claws and phalanx III 2) fit together with respect to their size. Comparisons with extant taxa show that phalanx III 2 of *Tyto alba*, *Athene noctua*, *Aegolius funereus*, *Glaucidium passerinum*, and *Otus scops* are distinctly smaller, those of *Asio otus* and *Asio flammeus* are smaller, and that of *Strix aluco* are little smaller. The phalanx III 2 of *Bubo bubo* and *Ketupa zeylonensis* are distinctly larger and of *Nyctea scandiaca* are somewhat larger; they all are more stout. This owl of Sandelzhausen corresponds in size to *Strix uralensis* and *Strix nebulosa* - therefore it was quite large. The latter also is the closest in morphology of the compared extant species. Metrical comparisons with known phalanx III 2 of fossil taxa show that *Tyto gigantea* is much larger, *Tyto robusta* is somewhat larger, and *Tyto sanctialbani* and *Strix? perpasta* are somewhat smaller.

For most of the fossil taxa the phalanx III 2 is not known. Using the measurements of the limbs of extant *S. uralensis* and *S. nebulosa* for comparisons with fossil taxa, it can be concluded that *Strix collongensis* (coracoid), *Otus wintershofensis* (CMC), *Strix brevis* (TMT), *Tyto campiterrae* (femur, CMC, TMT), *Tyto sanctialbani* (TMT, CMC), *Prosybris antiqua* (TMT), *Necrobyas arvernensis* (TMT, TT, humerus), *Necrobyas edwardsi* (femur) are smaller; *Bubo longaevus* (TT), and *Bubo poirrieri* (TMT) may have been of similar size.

Compared with the Sandelzhausen claw III the apophysis flexoris of *S. nebulosa* is much slender in plantar view and shorter in lateral view. Concerning these features, the claw of Sandelzhausen corresponds much better to that of *S. uralensis*. The apophysis flexoris of *N. scandiaca* is larger, whereas it is smaller in *B. bubo*, *A. otus*, and *S. aluco*.

Order Gruiformes BONAPARTE, 1854

Superfamily Gruoidea VIGORS, 1825

Family Gruidae VIGORS, 1825

Genus *Palaeogrus* PORTIS, 1885

Palaeogrus mainburgensis GÖHLICH [in press a]
(pl. 1, figs. 11-12)

Synonymy:

in press a *Palaeogrus mainburgensis* n. sp. – GÖHLICH: figs. 2-4.

Diagnosis: From GÖHLICH (in press a): «Smallest species of the genus *Palaeogrus*. Tibiotarsus with caudal trochlea cartilaginis tibialis distinctly surpassing cranial condyles in proximal direction (in lateral and medial view), reaching further proximally than in *P. excelsa* and *P. princeps*. Condylus lateralis distally rounded to slightly flattened (not notched); condylus lateralis thicker than condylus medialis, but of same length craniocaudally. Tubercle on pons supratendineus moderately developed and separated from tuberositas retinaculi extensorius by groove, and thereby not connected as in *Palaeogrus hordwelliensis*. Pons supratendineus proximodistally high, higher than in *Palaeogrus princeps*. Tuberositas retinaculi extensorius vertical, crestlike, and separated from sulcus musculi fibularis by vertical sulcus-like groove (in *P. hordwelliensis* not clearly separated, but merged). No grooves distally on trochlea tibialis along inner margin of the condyles. Sulcus extensorius very broad, broader than in *Palaeogrus hordwelliensis*.»

«Tarsometatarsus with eminentia intercotylaris well developed and somewhat pointed (although still rounded), more pointed than in *Palaeogrus excelsa*. Sulcus ligamentosus shallow. Hypotarsus moderately long proximodistally, somewhat longer than in *Palaeogrus excelsa*.»

Holotype: Tibiotarsus sin., dist. end. (BSP 1959 II 8309).

Paratypes: Tarsometatarsus dext., prox. end (BSP 1959 II 8319), radius sin., dist. end (BSP 1959 II 8998).

Locus typicus: Sandelzhausen, about 2 km southeast of the city of Mainburg (Lower Bavaria, Southern Germany), topographic map 7336 Mainburg, r: 44 85 580, h: 53 87 700.

Stratum typicum: Early Middle Miocene, Badenian, MN5.

Material and measurements (mm):

	BSP 1959 II	
TT sin., dist. end	8309	KC: ca. 7.4, Bd: 13.0, Td: 12.6
TMT dext., prox. end	8319	Bp: 14.7, KC: 6.6
Radius dext., dist. half	8998	Bd: 14.8, KC: 5.8
tentatively referred specimen:		
Coracoid dext., prox. end	8385	width of cotyla scapularis: 4.3
		length of facies artic. humeralis: 9.3

Palaeogrus mainburgensis is a new species of a crane, known only from the site of Sandelzhausen. It is the smallest species within *Palaeogrus*. *Palaeogrus mainburgensis* is the only known gruid taxon from Sandelzhausen. For description, comparisons, and systematic discussion see GÖHLICH (in press a).

Gruiformes indet.
(pl. 1, figs. 13)

Material and measurements (mm):

	BSP	
Humerus dext., dist. end	1959 II 8279	KC: 1.9, Bd: 4.8, Td: 2.2

Description and discussion: Only the distal half of the humerus is preserved. Remarkable are the ventrodistally elongated epicondylus ventralis and processus flexorius, which surpasses both the condylus ventralis and dorsalis in the distal direction. The condylus ventralis is characterized by its very round shape, in contrast to the land birds such as Coraciiformes, Pici, and Passerines, in which this condyle is flattened. A small tuberculum supracondylare ventrale is situated far distally at the level of the condylus dorsalis. Only a little more proximally, at the level of the proximal end of the condylus dorsalis, a weak processus epicondylaris dorsalis - just a tuberculum - is present on the dorsal border of the distal bone. The fossa musculi brachialis is deep and narrow. It is situated proximally to the processus epicondylaris dorsalis along the sharp-crested dorsal border of the distal end of the humerus. Also outstanding is the small but deep fossa olecrani.

Remarks: Despite extensive comparisons with extant taxa, the combination of morphological characters allowed no certain allocation to any family as yet. But it seems to be probable by its morphology to refer this specimen to any gruiform family, probably the Rallidae.

Order Passeriformes Linné, 1758

Passeriformes indet.

The passeriforms are the quantitatively dominant fossil bird group in Sandelzhausen with about 500 remains, all of them fragmentary.

Although the Passeriformes are the most important group of extant birds with more than 5000 species assigned to about 60 families, studies on fossil passeriforms are rare, as well as the knowledge of osteolological distinctive features within this order is very poor. Bocheński (1997) listed only 10 species in 4 families for the European Tertiary. Considering the distinctive features for the Passeres, the Eurylaimi, and Tyranni on the distal humerus and proximal ulna reported by Ballmann (1969b: 47f), only the Passeres are evident in Sandelzhausen. It is long known that the osteology within the Passeres is very uniform. The proximal humerus and the distal tarsometatarsus are supposed to show some taxonomically useful characters (Ballmann 1969b: 49, Janossy 1983). However, the studied material consists of approximately two thirds of undeterminable little claws, and about one third of bone fragments; not one single bone is complete. Herein only one proximal end of a humerus was found, but very fragmentary; there are several distal tarsometatarsi fragments, but mostly with at least one trochlea broken off. Therefore, these conditions allow no taxonomical determinations.

3. PALAEOECOLOGY

The fossil avifauna can contribute to the palaeoecological and/or paleoenvironmental interpretations of deposits, especially when considering the ecological adaptions and the ecological behavior of the most closely related modern species. The distribution of bird remains within the fossiliferous deposits in Sandelzhausen (fig. 7), meaning the presence and the quantity of different groups or species in different layers, provides only limited evidence. All in all, the fossils of the different bird taxa are too rare to be statistically informative and their distribution within the section possibly does not depend only on different ecological conditions and environments, but also on other facts: There may be enrichments of bones due to birds of prey and carnivores; the presence of many small passeriforms may be due to owl pellets. On the other hand, most of the small bird remains come from screen washings, and therefore the different layers have been sampled in different quantitative intensity. Most material for the screen washing comes from layer B, followed by layer C and D, whereas layer A is much too coarse-grained to have been screen washed.

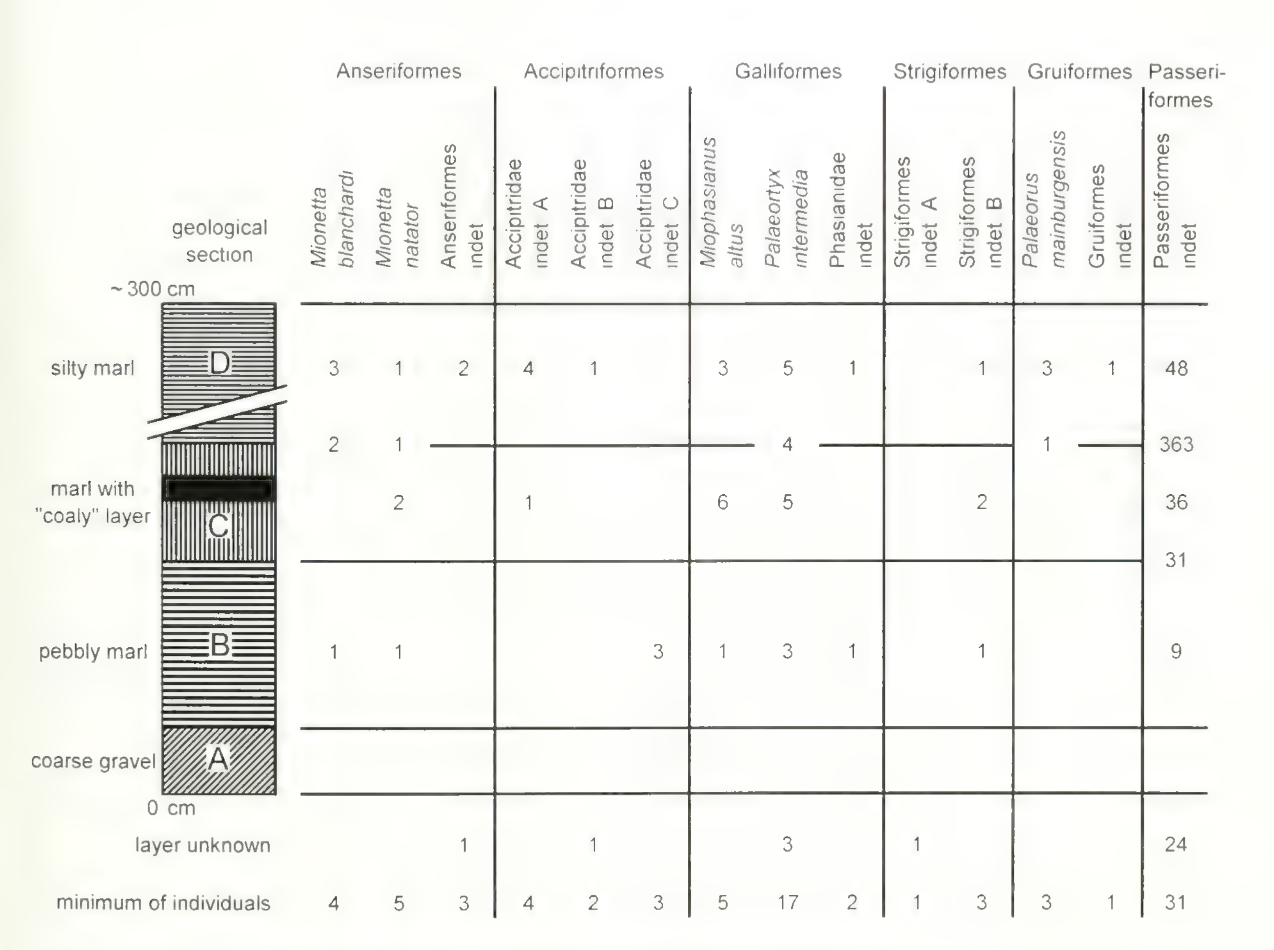


Fig. 7: Quantitative distribution of the fossil bird remains within the section of Sandelzhausen.

In general, an increase of bird fossils can be observed from the bottom to the top of the deposit (fig. 7), as is observed for all other vertebrate remains (pers. comm. V. FAHLBUSCH). Most of the bird species are found in all of the three marly layers (B, C and D). Only the undeterminable large sized accipitrid taxon C seems to be restricted to the bottom layer, whereas the smaller accipitrid taxa A and B and the both representatives of the gruiformes are only found in the deposits above. But the specimens are too rare to allow definitive ecological interpretations.

However, representatives of three different environments can be seen. The anseriforms *Mionetta blanchardi* and *Mionetta natator* are aquatic species. *Miophasianus altus* and the crane *Palaeogrus mainburgensis* are adapted to a terrestrial mode of live. Although extant galliforms are predominantly terrestrial, CHENEVAL (2000: 380) takes into account that *Palaeortyx* might have lived arboricole. Most of todays passeriforms and several of the extant strigiforms and accipitriforms are arboricole forms, even if occasionally terrestrial. Extant owls and Accipitridae are geographically and climatically widespread and therefore allow no conclusions about special faunal regions.

Comparisons with the ecological adaptions and the ecological behavior of the most closely related modern species allow some indication on the paleoecology and paleoclimatology.

Besides the aquatic anatids and the finfoot, the terrestrial crane also indicates nearby aquatic habitats. Extant cranes prefer open landscapes in swamps, bogs, or close to lakes and ponds; only a few species live in steppes (MAKATSCH 1970: 111, 114). Following CHENEVAL (2000: 379), *Miophasianus altus* is close to peakocks (*Pavo*), which predominantly live today in open forrested landscapes.

4. CONCLUSIONS

The avifauna of Sandelzhausen comprises 6 orders of birds with at least 14 different taxa. Quantitatively dominating are the Passeriformes, but their fragmentary and poor preservation prevents their determination. Following in terms of quantity are the Phasianidae (Galliformes), represented by *Miophasianus altus*, *Palaeortyx intermedia*, and a small sized undeterminable taxon. Some of the remains of *Miophasianus altus* found in Sandelzhausen are the largest ever known. *Miophasianus altus* and *Palaeortyx intermedia* were known from older and younger European deposits before, and now can be confirmed in MN 5 (Early Middle Miocene).

The Anseriformes are represented by the anatids *Mionetta blanchardi*, *Mionetta natator* and one larger sized, but undeter-

		Anatidae		Phasianidae		Gruidae
localities	age	*Mionetta blanchardi*	*Mionetta natator*	*Palaeortyx intermedia*	*Miophasianus altus*	*Palaeogrus mainburgensis*
Malusteni (R)	MN 15	●				
Credinta (R)	U-Miocene	●				
Kishinev (MOL)	MN 9		●			
Hostales de Piérola (E)	MN 7+8				●	
La Grive (F)	MN 7+8			●	●	
Steinheim (D)	MN 7				●	
Oeningen (D)	MN 7				●	
Przeworno II (PL)	MN 6-7				●	
Attenfeld (D)	MN 6				●	
Sansan (F)	MN 6				●	
Devinska Nova Ves (SL)	MN 6				●	
Corcoles (E)	MN 5				●	
Grund (A)	MN 5			●		
Sandelzhausen (D)	MN 5	●	●	●	●	●
Dechbetten (D)	MN 5				●	
Dolnice (CZ)	MN 4			●		
Vieux Collonges (F)	MN 4			●	●	
Skiritz (CZ)	MN 3-4	●	●			
Can Mas (E)	MN 3					
Wintershof-West (D)	MN 3			●		
St.-Gérand-le-Puy (F)	MN 2	●	●	●		
Ravolzhausen (D)	MN 1-2	●				
Weisenau (D)	MN 1	●	●			

Tab. 6: Stratigraphical distribution of the species represented in Sandelzhausen. (A: Austria, CZ: Czech Republic, D: Germany, [illegible]n, F: France, MOL: Moldavia; PL: Poland, R: Romania, SL: Slovakia)

minable anserine taxon. For *Mionetta blanchardi* and *M. natator*, it is the youngest record in Western and Central Europe. KESSLER (1992) described these two species from the Upper Miocene of Romania and Moldavia and additionally *Mionetta blanchardi* from the Pliocene (MN15) of Malușteni, Romania.

Three species of Accipitriformes and two species of Strigiformes can be distinguished by their different size. However, they are represented almost only by phalangeal remains and therefore are not taxonomically determinable.

Within the Gruiformes one representative each of the Gruidae (cranes) and a Gruiformes indet. - probably a Rallidae - can be found. The crane *Palaeogrus mainburgensis* is only known from Sandelzhausen. It is the smallest species of the genus *Palaeogrus*.

The avifauna represents aquatic species as well as terrestrial and arboricole taxa. Based on several investigations of the fauna, flora, and sedimentology of the deposits in Sandelzhausen, it has been suggested that this locality was a meadow environment with temporary ponds embedded in a braided river system in a warm temperate to subtropical climate (SCHMID 2001). The presented avifauna reflects well the different habitats in such a reconstructed environment.

ACKNOWLEDGEMENTS

I warmly thank VOLKER FAHLBUSCH for placing the studied material at my disposal and for critically reading the manuscript. I am also grateful to LAURA L. B. SCHULZ for improving the English. I thank MARKUS MOSER for help with the computer. The photographs have been taken by G. BERGMEIER (all Department für Geo- und Umweltwissenschaften, Sektion Paläontologie, Universität München). This study was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG Fa 53/34-1+2). Comparative studies at the Muséum National d'Histoire Naturelle Paris were supported by the Parsyst fellowship Programm (grant no. CEE ERBFMGECT 980132) of the European Community.

5. REFERENCES

ALFÉREZ, F., MOLERO, G., BREA, P. & SANTAFE, J. V. (1982): Precisiones sobre la geologia, fauna, cronostratigrafia y paleoecologia del yacimiento mioceno de Corcolès. – Rev. Real Acad. Cienc. Exactas, Fís. y Natur. Madrid, **76** (2): 249-276, 6 figs., 3 pls.; Madrid.

AMMON, L. VON (1918): Tertiäre Vogelreste von Regensburg und die jungmiocäne Vogelwelt. – Abh. naturwiss. Verein Regensburg, **12**: 69 pp.; 10 figs.; München.

BACHER, A. (1967): Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender Schwäne und Gänse. – 109 pp.; München (unpubl. diss., Inst. Paläoanat., Domestikationsforsch. Gesch. Tiermed., Univ. München).

BALLMANN, P. (1969a): Die Vögel aus der altburdigalischen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern. – Zitteliana, **1**: 5-60, 2 pls.; München.

–– (1969b): Les oiseaux miocènes de La-Grive-Saint-Alban (Isère). – Geobios, **2**: 157-204, 3 pls.; Lyon.

–– (1972): Les oiseaux Miocènes de Vieux-Collognes (Rhône). – Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **50**: 94-101, 1 pl.; Lyon.

–– (1973): Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien). – Scripta Geologica, **17**: 1-75, 16 figs., 7 pls.; Leiden.

–– (1976): Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien) zweiter Teil. - Scripta Geologica, **38**: 1-59, 16 figs., 4 tabs., 7 pls.; Leiden.

BAUMEL, J. J. , KING, A. S., BREAZILE, J. E., EVANS, H. E.& VAN DEN BERGE, J. C. (1993): Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium. – Publ. Nuttall Ornithol. Club, **23**: 779 pp, 191 figs.; Cambridge.

BOCHENSKI, ZY. (1987): *Miophasianus medius* (MILNE-EDWARDS, 1869) from Przeworno (SW Poland) and some general remarks on the Genus *Miophasianus*. – Acta zool. cracov., **30** (6): 71-80; Kraków.

–– (1997): List of European fossil bird species. – Acta zool. cracov., **40**: 293-333; Kraków.

CHENEVAL, J. (1983): Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du gisement aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France). – In: BUFFETAUT, E., MAZIN, J. M. & SALMON, E. (eds.): Actes du symposium paléontologique Georges Cuvier, Montbéliard: 85-98; 1 fig. 1 tab., 1 pl.; Montbéliard.

–– (1987): Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du Miocène de France. Révision systematique et évolution. – In: MOURER-CHAUVIRE, C. (ed.): L'évolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles. – Docum. Lab. Géol. Lyon, **99**: 137-157, 4 tabs., 1 pl.; Villeurbanne.

–– (2000): L'avifaune de Sansan. - In: GINSBURG, L. (ed.): La faune miocène de Sansan et son environnement. – Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Paris, **183**: 321-388, 34 figs., 8 pls.; Paris.

DEPERET, C. (1890): Les animaux Pliocènes du Roussillon. – Mém. Soc. Géol. France, **3**: 127-139, 2 pls.; Paris.

DRIESCH, A. VON DEN (1976): Das Vermessen von Tierknochen aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen. – 114 p.; München (Inst. Paläoanat., Domestikationsforsch. Gesch. Tiermed., Univ. München).

ERBERSDOBLER, K. (1968): Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender mittelgroßer Hühnervögel. – 93 pp. ; München (unpubl. diss., Inst. Paläoanat., Domestikationsforsch. Gesch. Tiermed., Univ. München).

FAHLBUSCH, V. & GALL, H. (1970): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 1. Entdeckung, Geologie, Faunenübersicht und Grabungsbericht für 1969. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **10**: 365-396, 9 figs., 1 pl.; München.

FAHLBUSCH, V. & LIEBREICH, R. (1996): Hasenhirsch und Hundebär. Chronik der tertiären Fossillagerstätte Sandelzhausen bei Mainburg. – 40 pp., 43 figs.; München (F. Pfeil).

FRAAS, O. (1870): Die Fauna von Steinheim. Mit Rücksicht auf die miocenen Säugethier- und Vogelreste des Steinheimer Beckens. – 54 pp., 11 pls.; Stuttgart (E. Schweizerbart).

Gall, H. (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 4. Die Molluskenfauna (Lamellibranchiata, Gastropoda) und ihre stratigraphische und ökologische Bedeutung. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **12**: 3-32, 3 figs., 1 tab.; München.

Gohlich, U. B. (in press a): A new crane (Aves, Gruidae) from the Miocene of Germany. – J. Vert. Paleont.; Northbrook.

–– (in press b): The avifauna of the "Grunder Schichten" (Early Badenian, northern Austria). – Ann. Naturhist. Mus. Wien; Wien.

Heissig, K. (1997): Mammal faunas intermediate between the reference faunas of MN 4 and MN 6 from the Upper Freshwater Molasse of Bavaria. – In: Aguilar, J.-P., Legendre, S. & Michaux, J. (eds.): Actes du Congrès BiochroM'97, Mém. Trav. E. P. H. E., Inst. Montpellier, **21**: 537-546; Montpellier.

Heizmann, E. P. J. & Hesse, A. (1995): Die Mittelmiozänen Vogel- und Säugetierfaunen des Nördlinger Ries (MN 6) und des Steinheimer Beckens (MN 7) - ein Vergleich. – In: Peters, D. E. (ed.): Acta palaeornithologica; Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **181**: 171-185, 2 figs. 2 pls.; Frankfurt a. M.

Howard, H. (1964): Fossil Anseriformes. – In: Delacour, J. (ed.): The waterfowl of the world, **4**: 233-326, 5 figs., 5 tabs., 10 pls.; London (Country life).

Janossy, D. (1983): Humeri of Central European smaller Passeriformes. – Fragmenta Miner. et Palaeont., **11**: 85-112; Budapest.

–– (1991): Late Miocene bird remains from Polgárdi (W-Hungary). – Aquila, **93**: 13-35; Budapest.

Kessler, E. (1992): Review of the Neogene Waterfowl (Aves: Anatidae) of Eastern Paratethys. – Stud. Univ. Babes-Bolyai, Biol., **2**: 47-54, 6 figs.; Cluj-Napoca.

Kurochkin, E. N. & Ganea, I. M. (1972): Ptitsy srednego sarmata Moldavii. – In: Anonymous (ed.): Pozvonochnye neogena i pleistotsena Moldavii: 45-70, 12 figs., 2 pls.; Kishinev (Akad. Nauk Moldavii SSR). [in Russian]

Lambrecht, K. (1933): Handbuch der Palaeornithologie. – 1024 pp., 209 figs.; Berlin (Borntraeger).

Livezey, B. C. & Martin, L. D. (1988): The systematic position of the Miocene anatid *Anas* [?] *blanchardi* Milne-Edwards. – J. Vert. Paleont., **8** (2): 196-211, 10 figs.; Chicago.

Lydekker, R. (1891): Catalogue of the Fossil Birds in the British Museum of Natural History. – 368pp., 75 figs.; London (British Museum).

–– (1893): On some bird-bones from the Miocene of Grive-St.-Alban, Departement of Isère, France. – Proc. Zool. Soc. London, **35**: 517-522, 1 pl.; London.

Makatsch, W. (1970): Kraniche. – In: Grzimek, B., Meise, W., Niethammer, G. & Steinbacher, J. (eds.): Grzimek's Tierleben, **7** (Vögel 2): 111-121, München (Deutscher Taschenbuch Verlag).

Martini, E. (1974): Vogelreste aus dem Miozän von Ravolzhausen (Kr. Hanau, Hessen). – Notizbl. Hess. L.-A. Bodenforsch., **102**: 136-142, 2 pls.; Wiesbaden.

Meyer, H. von (1865): Fossile Vögel von Radoboy und Oeningen. – Palaeontographica, **14**: 126-131, 1 fig., 1 pl.; Stuttgart.

Miller, A. H. (1944): An avifauna from the lower Miocene of South Dakota. – Univ. California Public. Bull. Depart. Geol. Sci., **27** (4): 85-100, 8 figs.; Berkeley.

Milne-Edwards, A. (1863): Mémoire sur la distribution géologique des oiseaux fossiles et description de quelques espèces nouvelles. – Ann. Sc. nat., (4), **20**: 132-176, 1 pl.; Paris.

–– (1867-1871): Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France, **1+2**: 472 pp.+627 pp., Atlas **1+2**: pl. 1-96 + pl. 97-200; Paris (Masson).

Mlikovsky, J. (1995): Early Pleistocene Birds of Stránská Skála Hill, Czech Republic: 1. Musil's Talus Cone. – In: Musil, R. (ed.): Stránská Skála Hill. Excavations of open-air sediments 1964-1972; Anthropos, **26**: 111-126, 1 fig., 2 tabs.; Brno.

–– (2000a): Early Miocene birds of Skyrice, Czech Republic. – Casopis Národního Muzea Rada Prírodovedná, **169** (1-4): 97-100; Praha.

–– (2000b): Early Miocene Quails (Aves: Phasianidae) from Saint-Gérand-le-Puy, France. – Casopis Národního Muzea Rada Prírodovedná, **169** (1-4): 91-96; Praha.

Mourer-Chauviré, C. (1987): Les Strigiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France): systématique, biostratigraphie et paléobiogéographie. – In: Mourer-Chauviré, C. (ed.): L'évolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles, Docum. Lab. Géol. Lyon, **99**: 89-136, 8 figs., 6 tabs., 4 pls.; Villeurbanne.

–– (1992): The Galliformes (Aves) from the Phosphorites du Quercy (France): Systematics and biostratigraphy. – In: Campbell, K. E. (ed.): Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb; Science Series, Natural History Museum of Los Angeles County, **36**: 67-95, 14 figs.; Los Angeles.

Mourer-Chauviré, C. & Cheneval, J. (1983): Les Sagittariidae Fossiles (Aves, Accipitriformes) de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy et du Miocène Inférieur de Saint-Gérand-le-Puy. – Geobios, **16** (4): 443-459, 1 fig., 2 tabs., 3 pl.; Lyon.

Sanchez-Marco, A. (1999): Catalogo Paleornithologico del Terciario Iberico y Balear. – Estudos geol., **55**: 163-171, 1 fig., 2 tabs.; Madrid.

Schlosser, M. (1916): Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstätter Gegend. – Abh. Königl. Bayer. Akad. Wissensch., **28** (6): 1-78, 6 pls..; München.

Schmid, W. (2001): Ablagerungsmilieu, Verwitterung und Paläoböden feinklastischer Sedimente der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. – 248 pp.; München (unpubl. diss., Inst. Paläont. Hist. Geol., Univ. München).

Schmidt-Burger, P. (1982). Vergleichende morphologische Untersuchungen an Einzelknochen in Zentraleuropa vorkommender mittelgrosser Accipitridae. – 121 pp.; München (unpubl. diss., Inst. Paläoanat. Domestikationsforsch. Gesch. Tiermed., Univ. München).

Švec, P. (1986): The fossil pheasant (Aves: Phasianidae) from the Upper Miocene of Devínská Nová Ves (Slovakia). – Casopis pro mineralogii a geologii, **31** (1): 83-90, 2 Abb., 1 tabs., 2 pls.; Praha.

Villalta, J. F. (1963): Las aves del Mioceno español. – Bol. R. Soc. esp. Hist. nat. Madrid, **61** (2): 263-285, 5 pls., 1 tab.; Madrid.

Villalta, J. F. & Crusafont Pairo, M. (1950): Sobre algunas aves fosiles de Cataluña. – Not. Com. Inst. Geol. Min. España, **20**: 145-156, 4 figs.; Madrid.

Witt, W. W. (1998): Die miozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 14. Ostracoda. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol., **38**: 135-165, 1 tabs. 3 pls.; München.

Woolfenden, G. E. (1961): Postcranial osteology of the waterfowl. – Bull. Florida State Mus., **6** (1): 1-129, 6 figs., 2 tabs.; Gainesville.

Ziegler, R. (2000): The Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen, 17. Marsupialia, Lipotyphla and Chiroptera (Mammalia). – Senckenbergiana lethaea, **80** (1): 81-127, 5 figs., 10 tabs., 10 pls.; Frankfurt a. M.

Manuskript eingereicht am 21.11.2002
Manuskript angenommen am 02.12.2002



Zitteliana

Abhandlungen
der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie

23

THOMAS SCHMIDT

Planktische Foraminiferen der südspanischen Oberkreide: Taxonomie, Biostratigraphie und Palökologie

HARALD IMMEL & HE GUOXIONG

Cretaceous cephalopods of the Tethyan Himalaya of southern Tibet

MÜNCHEN 2002

Zitteliana	**23**	105 Seiten	20 Tafeln	München, 15. 12. 2002	ISSN 0373-9627

Zitteliana

Abhandlungen
der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie

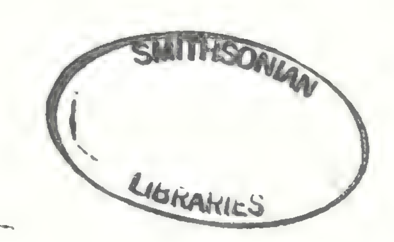
23

THOMAS SCHMIDT

Planktische Foraminiferen der südspanischen Oberkreide: Taxonomie, Biostratigraphie und Palökologie

HARALD IMMEL & HE GUOXIONG

Cretaceous cephalopods of the Tethyan Himalaya of southern Tibet



MÜNCHEN 2002

Zitteliana	23	105 Seiten	20 Tafeln	München, 15. 12. 2002	ISSN 0373-9627

Herausgeber: Prof. Dr. Reinhold Leinfelder
Redaktion: Dr. Winfried Werner
Bildbearbeitung und Layout: Markus Moser

Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie
Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München, Deutschland
http://www.palaeo.de/muenchen
email: pal.sammlung@lrz.uni-muenchen.de

ISSN 0373-9627

Druck: Gebr. Geiselberger GmbH, Altötting

Zitteliana	23	3–78	45 Abb., 24 Tab., 16 Taf.	München, 15.12.2002	ISSN 0373-9627

Planktische Foraminiferen der südspanischen Oberkreide: Taxonomie, Biostratigraphie und Palökologie*

Von

THOMAS SCHMIDT

KURZFASSUNG

Das Hauptaugenmerk dieser Arbeit liegt einerseits in der Erkennung und Unterscheidung regionaler und überregionaler Events in der südspanischen Oberkreide. Andererseits werden die Auswirkungen dieser Events auf Evolution und Palökologie planktischer Foraminiferen untersucht.

Basis dieser Untersuchungen ist die Auswertung acht verschiedener Profile in den tektonischen Einheiten Subbetikum, Intermediäre Zone und Internes Präbetikum. Diese Profile werden lithologisch und stratigraphisch dargestellt.

Für die betrachteten tektonischen Einheiten wird eine biostratigraphische Zonierung mit Hilfe planktischer Foraminiferen aufgestellt. Die mikropaläontologischen Untersuchungen erlauben die Aufteilung der südspanischen Oberkreide in 13 Zonen: *brotzeni-*, *cushmani-*, *archaeocretacea-*, *helvetica-*, *schneegansi-*, *primitiva-*, *concavata-*, *asymetrica-*, *eggeri-*, *elevata-*, *falsostuarti-*, *contusa-* und *fructicosa*-Zone. Sie umfassen den gesamten Zeitraum der Oberkreide, vom unteren Cenoman bis zum oberen Maastricht.

Soweit möglich erfolgt eine Orientierung an bestehenden Zonierungen anderer Autoren. Abweichungen ergeben sich im Zeitraum des Campans und des Maastrichts mit der Einführung der *eggeri*-Zone zu Beginn des Campans und der *contusa-* und *fructicosa*-Zonen im oberen Maastricht.

Im paläontologischen Teil werden 69 Arten planktischer Foraminiferen beschrieben. Problemfälle werden ausführlich behandelt, bei allgemein anerkannten Arten erfolgen Verweise auf die einschlägige Literatur. Aufgrund des Erhaltungszustandes treten bei einigen Arten und Gattungen große Schwierigkeiten der taxonomischen Zuordnung auf. Umkristallisationen im Bereich des Nabels und der Mündungen führen dazu, daß keine Arten der Gattung *Whiteinella* aus der unteren Oberkreide beschrieben werden.

Im palökologischen Teil wurden die bestehenden Modelle, die planktische Foraminiferen berücksichtigen, diskutiert und die Auswirkungen der großen oberkretazischen Events auf Vergesellschaftungen planktischer Foraminiferen beschrieben. Ergebnis der Untersuchungen ist, daß die Entwicklung und Palökologie der planktischen Foraminiferen in der Oberkreide sehr stark mit Events verbunden ist.

Im Kapitel „Korrelation der Oberkreide-Events" werden lokale von überregionalen Ereignissen unterschieden und in Zusammenhang mit den Ergebnissen anderer Autoren gebracht. Durch das Zusammenwirken lokaler Tektonik und überregionaler Events (Transgressionen, Oceanic Anoxic Events) ergeben sich kleinräumige Unterschiede in den Sedimentationsräumen, die eine überregionale Korrelation erschweren.

Mit planktischen Foraminiferen können jedoch auch regionale Events datiert und in Zusammenhang mit dem überregionalen Geschehen gebracht werden.

SUMMARY

Main purpose of this work was, on the one hand to date different events in the Upper Cretaceous of Southern Spain. On the other hand the consequences of these events for the palaeoecology and the evolution of planktic foraminifera should be described.

Basis of these examinations are eight different profiles in the tectonic units of the Betic Cordillera, the Subbetic Zone, the Intermediate Zone and the Internal Prebetic Zone.

For the mentioned tectonic units a biostratigraphic zonation based on planktic foraminifera is established. The micro-

Dr. THOMAS SCHMIDT, Humboldtstr. 17, D-81543 München/Deutschland.

* Dissertation der Fakultät für Geowissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität München.

paleontological survey allows to identify 13 different biostratigraphical zones: *brotzeni-*, *cushmani-*, *archaeocretacea-*, *helvetica-*, *schneegansi-*, *primitiva-*, *concavata-*, *asymetrica-*, *eggeri-*, *elevata-*, *falsostuarti-*, *contusa-* and *fructicosa*-zone. They include the whole period of the Upper Cretaceous from the Lower Cenomanian to the Upper Maastrichtian. As possible the zonation follows already existing zonations of other authors. Differences occurred in the Campanian and Maastrichtian. In the Lower Campanian the *eggeri*-zone is introducted. The Upper Maastrichtian is subdivided in the *contusa-* and the *fructicosa*-zone.

In the systematic part 69 species of planktic foraminifera are treated. Problematic species are discussed in detail. In case of generally accepted species, a reference to relevant literature is given. The preservation of the observed individuals, especially in the umbilical area leads to difficulties in assigning the systematic position. In the lower part of the Upper Cretaceous, it was therefore not possible to identify the genus *Whiteinella*.

Existing paleoecologic models which consider planktic Foraminifera are discussed. Thereby the effects of the important Upper Cretaceous events on assemblages of planktic Foraminifera are explained. It was an aim to show that the evolution and paleoecology of planktic foraminifera is strongly associated with these events.

The chapter 'correlation of Late Cretaceous events' deals with the differentiations and interactions between local tectonic and supraregional events. The interactions of these both types of events leads to local differentiations observed in the facies. Planktic Foraminifera can be used to solve this problem. They allow to date local events and to correlate them with events of regional and global scale.

INHALT

1. EINLEITUNG

1.1 ARBEITSZIEL

Ziel der Arbeit ist es, mit planktischen Foraminiferen eine stratigraphische Zonierung der südostspanischen Oberkreidesedimente zu erstellen und auftretende Events zu datieren. Wichtige Voraussetzung hierfür war das Auffinden möglichst lückenloser und gleichzeitig ungestörter Oberkreideprofile im östlichen Teil der Betischen Kordillere.

Weiteres Ziel ist es, mit Hilfe der Palökologie oberkretazischer planktischer Foraminiferen paläogeographische Fragen zu klären bzw. die Auswirkungen von Events auf die Faunenzusammensetzung darzustellen.

1.2 METHODIK

1.2.1 Aufbereitung der Proben

Im Rahmen dieser Arbeit wurden ca. 200 Schlämmproben und etwa 100 Schliffe aufbereitet und analysiert. Die Schlämmproben (mit einem Gewicht zwischen einem und drei Kilogramm) wurden im Trockenschrank bei 105°C 24 Stunden lang getrocknet, und anschließend mit 30-prozentigem H_2O_2 versetzt. Nach einer Einwirkungszeit von ca. 24 Stunden wurden die Proben über einem Sieb der Maschenweite 0,063 mm im weichen Wasserstrahl geschlämmt. Danach wurde der Schlämmrückstand abermals getrocknet. Die härteren Gesteinsproben, zum Teil orientiert entnommen, wurden zu 60 mm x 40 mm großen Schliffen verarbeitet.

1.2.2 Auswertung

Von jeder Schlämmprobe wurde eine entweder mit Probenteiler oder Spatelspitze abgetrennte Teilmenge der Fraktion 0,125-2,000 mm vollständig ausgelesen und auf ihren planktischen Faunengehalt hin untersucht. Der benthische Anteil der Foraminiferenfauna wurde nicht auf einzelne Arten untersucht, es wurde lediglich der prozentuale Anteil des Benthos an der Gesamtforaminiferenfauna bestimmt. Es wurde angestrebt von jeder Probe 300 Individuen auszulesen, um eine Grundlage für statistische Untersuchungen zu erhalten. Für die Proben, die eine statistische Auswertung erlaubten, wurden das Plankton/Benthos-Verhältnis und die Verhältnisse der Planktongruppen zueinander (gekielte Arten, hedbergellide Arten und Heterohelicidten) bestimmt.

In den Profilen des Subbetikums wurde zusätzlich der Diversitätsindex nach Simpson (1949) ermittelt, und zwar sowohl für die gesamte Fauna der planktischen Foraminiferen als auch für die Diversitäten der einzelnen Planktongruppen „gekielte planktische Foraminiferen (G)", „nicht-gekielte planktische Foraminiferen (K)" und „bi- und multiseriale planktische Foraminiferen (Heterohelicidae, H)".

Zur Gruppe der gekielten planktischen Foraminiferen gehören hier per Definition die Gattungen: *Rotalipora*, *Dicarinella*, *Praeglobotruncana*, *Marginotruncana*, *Globotruncana*, *Globotruncanita* und *Rosita*. Zur Gruppe der nicht-gekielten planktischen Foraminiferen gehören die Gattungen *Hedbergella*, *Whiteinella*, *Archaeoglobigerina* und

Globotruncanella. Die Gruppe der Heteroheliciden umfaßt die Gattungen *Heterohelix*, *Pseudotextularia*, *Sigalia*, *Ventilabrella*, *Planoglobulina*, *Pseudoguembelina* und *Racemiguembelina*.

Angaben über diese Untersuchungen finden sich bei der Beschreibung der Profile und in den Kapiteln 5 (Palökologie) und 6 (Events).

Bei der Auswertung der Schliffe kamen die Karbonatklassifikationen von FOLK (1959) und DUNHAM (1962) zur Anwendung. Die Zuordnung zu Ablagerungsräumen erfolgte nach den Energieindizes von PLUMLEY et al. (1962).

Das Material wird in der Bayerischen Staatssammlung unter der Inventarnummer 1998 V aufbewahrt.

1.3 BISHERIGE ARBEITEN

Die ersten Arbeiten in der betischen Kordillere entstanden in den 20-er und 40-er Jahren des 20. Jahrhunderts. Zu erwähnen sind hier die sich auf den tektonischen Aufbau der Betischen Kordillere beziehenden Arbeiten von BLUMENTHAL (1927) und FALLOT (1948). In den 60-er und 70-er Jahren sind französische Wissenschaftler maßgebend an der Aufklärung geologischer, tektonischer und sedimentologischer Fragestellungen beteiligt. Zu nennen sind hier u. a. PAQUET (1969) und CHAMPETIER (1972). Weitere wichtige Arbeiten erscheinen u. a. von AZEMA (1972), AZEMA et al. (1975), COMPANY et al. (1982), GARCIA-HERNANDEZ et al. (1980) und LERET, CAMARA & LERET (1982). Darüber hinaus gibt es eine Vielzahl von Autoren, die sich mit regionalgeologischen und paläontologischen Fragestellungen beschäftigten.

1.4 GEOLOGISCHER ÜBERBLICK

Die Betische Kordillere als westlichster Ausläufer der alpinen mediterranen Ketten nimmt in Südost-Spanien einen Raum von 600 km in ENE-WSW-Richtung und 200 km in NNW-SSE-Richtung ein.

Erste tektonische Gliederungen der Betischen Kordillere stammen von BLUMENTHAL (1927) und FALLOT (1948). BLUMENTHAL (1927: 529) gliederte die Betische Kordillere in zwei große Bereiche:

1. den vorwiegend kristallin-paläozoischen Komplex der Südküste, das Betikum s. l.

2. das Deckenland der mesozoischen Falten der nördlichen Gebirgsseite, die peni-, sub- und präbetischen Zonen.

Die Dreigliederung in Peni-, Sub- und Präbetikum wird dabei durch eine „gewisse tektonische Individualität" der Einzelzonen, vor allem aber durch die unterschiedliche Ausbildung der Sedimente in den verschiedenen Zonen begründet. Die Leitformation zur Gliederung liefert die Kreide mit „vorwiegend roten, fossilleeren Kalkschiefern im Penibetikum, grüngrauen, fossilführenden Mergeln im Subbetikum, reichgegliederten, bis in höhere Stufen hinaufreichende Sedimente im Präbetikum" (BLUMENTHAL 1927: 530). Diese Gliederung in zwei geologische Hauptgebiete, die externe Zone (Externiden = Deckenland der mesozoischen Falten sensu BLUMENTHAL) und die interne Zone (Interniden = Betikum sensu BLUMENTHAL) hat immer noch Bestand (Abb. 1).

Die Interniden zeichnen sich durch das Vorkommen vor allem metamorpher Gesteine aus. Im wesentlichen findet man

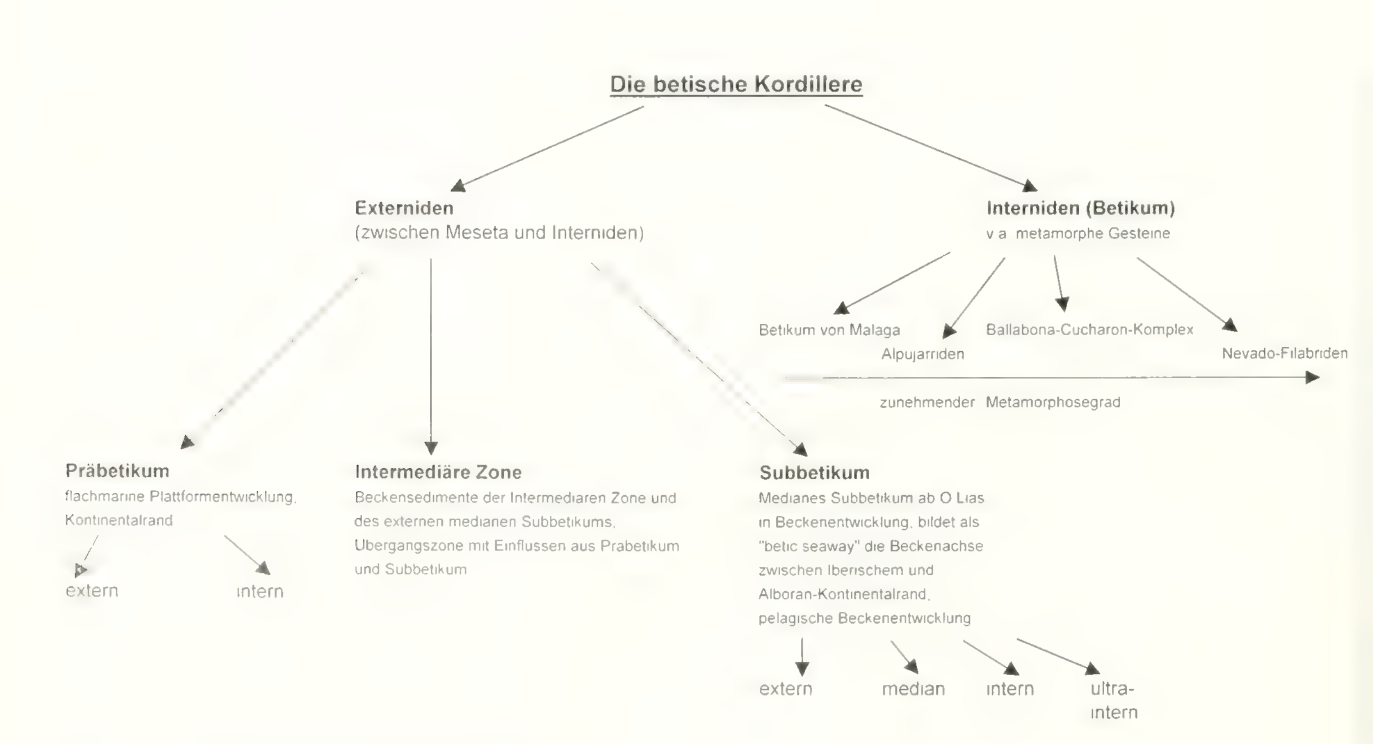


Abb. 1: Schematischer Aufbau der betischen Kordillere.

paläozoisches und triassisches Material, seltener jüngere mesozoische und tertiäre Gesteine, selten auch präkambrisches Material.

In der externen Zone ist kein paläozoisches Material aufgeschlossen. Neben Plattformkarbonaten, Schelf-, Hang- und Beckensedimenten treten im Jura und in der frühen Kreide lokal submariner Vulkanismus und subvulkanische, mafische Gesteine auf.

Die externe Zone gliedert sich in die drei Untereinheiten Präbetikum, Intermediäre Zone und Subbetikum (siehe Abb. 1), deren heutige Lage in Abb. 2 dargestellt ist. Die heutige geographische Situation stellt sich dabei grundsätzlich anders dar als zur Entstehungszeit der Betischen Kordillere. Während die verschiedenen Einheiten vor der alpinen Hauptfaltung im frühen Miozän von Nord nach Süd hintereinander lagen, zeigt sich heute, daß jede südlicher gelegene Einheit auf die nördlich gelegene aufgeschoben ist (Abb. 2). Dabei entstanden auch postorogene Becken, die entweder randlich gelegen sind und Vortiefen-Charakter aufweisen (Guadalquivir-Becken) oder intramontanen Charakter haben (z. B. Granada, Guadix-Baza).

Im Präbetikum, das sich in nördlich gelegenes externes, und südlich gelegenes internes Präbetikum unterteilt, ist die mesozoische Decke über dem herzynischen Basement nur gering entwickelt. Der Hauptanteil besteht aus jurassischen Sedimenten, dabei ist das interne Präbetikum mächtiger ausgebildet. Im Präbetikum zeigt sich durch den Aufschiebungsvorgang eine deutliche Deckenverkürzung, so daß das Präbetikum stellenweise nur einen Streifen von 15 km Breite einnimmt.

In der Intermediären Zone, die tektonisch vom Präbetikum unter- und vom Subbetikum überlagert wird (Abb. 3), werden sedimentäre Einflüsse aus dem Präbetikum wie aus dem Subbetikum deutlich. In den südlichen Bereichen ist die mesozoische Bedeckung bereits mächtig ausgebildet, in der Unterkreide bestimmen Turbidite des Barrême bis Alb das Bild, in der Oberkreide kommen hauptsächlich pelagische Sedimente zur Ablagerung, die aber slumping-Strukturen, Olisthostrome und Turbidite aufweisen können.

Im Subbetikum werden vier verschiedene Zonen unterschieden: externes, medianes, internes und nur stellenweise in den südlichsten Bereichen auftretendes ultrainternes Subbetikum.

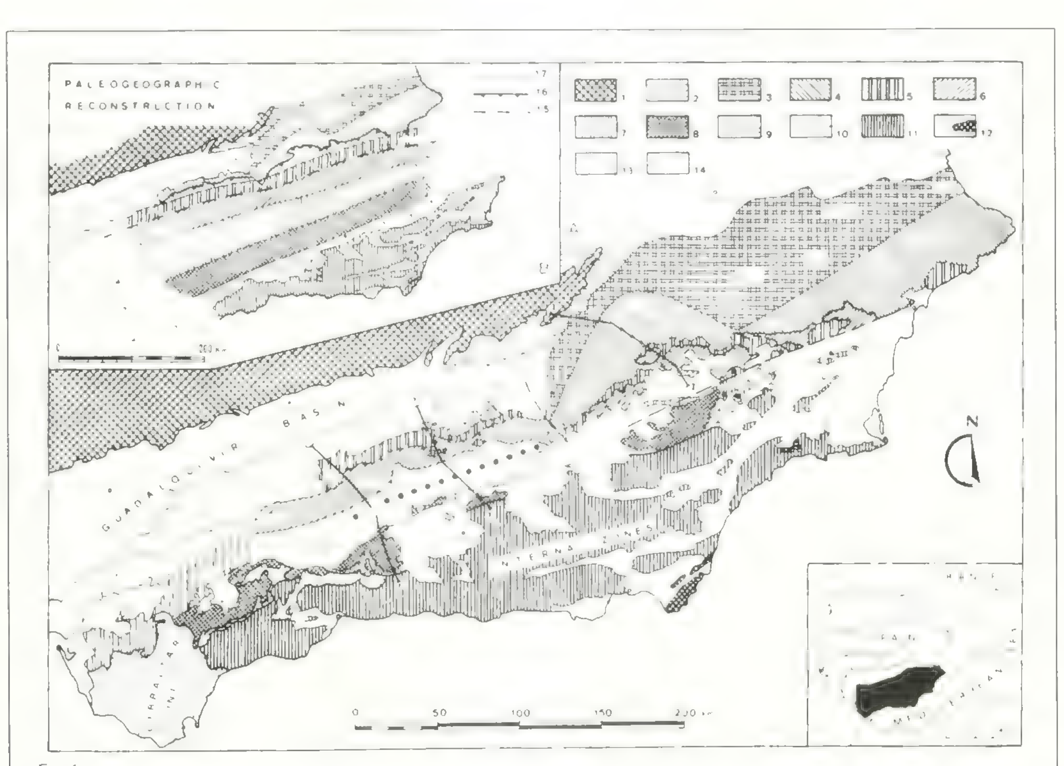


Fig. 1
Map showing the distribution of units in the External zones of the Betic Cordillera. Figure A displays the actual outcrops of the palaeogeographic units. In some areas (East of Cadiz and South of Caravaca) the interpretation is difficult because of tectonic complications and scarcity of Jurassic outcrops. On figure B the hypothetical palinspastic position of the palaeogeographic units during the Mesozoic is reconstructed. Shortening of the cover due to folding and overthrusting is estimated to about 2/3 of the original width. The Internal Zones have been separated from their actual position just enough to reconstruct the External Zones; their real position would have been much farther away during Mesozoic.
Legend. 1: Variscan massif of Meseta (Spanish plain). 2: Tabular cover of Meseta (Triassic and Jurassic). 3: External Prebetic. 4: Internal Prebetic; 5: Intermediate units between Prebetic and Subbetic; 6: External Subbetic; 7. Median Subbetic (the asterisks mark the main outcrops of submarine volcanic rocks intercalated in Jurassic formations). 8: Internal Subbetic; 9. Ultra-internal Subbetic; 10: "Campo de Gibraltar" units (Numidian flysch and other turbiditic formations forming several nappes). 11: Internal Zones of Betic Cordillera (units are not separated). 12: Neogene-Quaternary volcanic rocks; 13: Guadalquivir basin areas, with subbetic nappes and olisthostromes (Guadalquivir units and Carmona nappe); 14: Neogene-Quaternary outcrops mainly in postorogenic basins. 15: Northern limit of Subbetic during the Mesozoic. 16: Actual position of Subbetic overthrust; 17. Northern limit of the Guadalquivir units olisthostromes
x: cross-section of figure 2; y: cross-section of figure 3; Z: cross-section of figure 4

Abb. 2: Heutige Lage der einzelnen Zonen (aus GARCIA-HERNANDEZ et al. 1980).

Die Unterschiede der verschiedenen Zonen resultieren aus dem unterschiedlichen Absenkungsgrad, wobei das mediane Subbetikum das ehemalige Beckentiefste darstellt und nur pelagische Sedimente aufweist. Das Subbetikum zeichnet sich durch die Einförmigkeit der abgelagerten Kreidesedimente aus. Helle Mergel und mergelige Kalke mit reichen Ammonitenvorkommen sind das Kennzeichen der unteren Kreide, bestimmendes Element der Oberkreide ist die „Capas Rojas"-Fazies. Das Spektrum reicht hier von den dunkleren Mergeln des Cenomans bis zu den fast reinweißen Mergeln des Campans und Maastrichts.

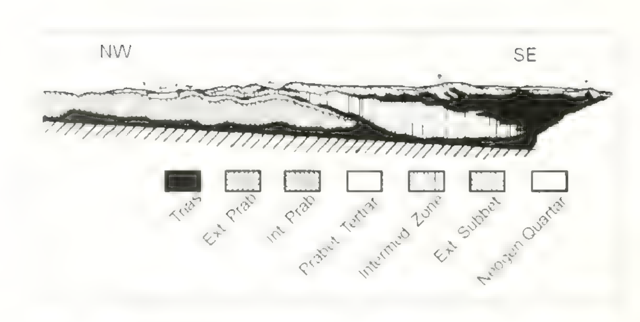


Abb. 3: Tektonischer Aufbau der betischen Kordillere (aus García-Hernández et al. 1980).

Abb. 4: Lage der Arbeitsgebiete.

2. STRATIGRAPHISCHER TEIL

2.1 VORBEMERKUNGEN

In der Oberkreide der Externen Zone der Betischen Kordillere ist eine Zonierung mittels planktischer Foraminiferen in den Profilen des Subbetikums und der Intermediären Zone möglich.

Die vorgeschlagene Zonierung orientiert sich an bereits bestehenden Zonierungen des Tethysraumes. Für die tiefere Oberkreide kamen die Plankton-Zonierungen des Atlas...1 (1979, Tab. 1-4) sowie jene von Weidich (1984, Abb. 5) und Caron (1985) zur Anwendung, für die höhere Oberkreide jene von Robaszynski et al. (1983, Abb. 7-9), Weidich (1984, Abb. 5) und Korsitzke (1995, Tab. 1).

Da es in der Literatur keine einheitliche Meinung zum Zonenbegriff gibt, ist es notwendig, den verwendeten Zonenbegriff im Rahmen einer stratigraphischen Arbeit zu erläutern.

Zonendefinition: Die Zonendefinition erfolgt in dieser Arbeit nach folgenden Kriterien:

1) „interval zone"

Im Atlas...1 (1979: 26) wird dieser Begriff verwendet für das Intervall zwischen dem Einsetzen einer Leitart und dem Einsetzen der folgenden Leitart. In Anlehnung an Weidich (1984) wird die „interval zone" hier definiert als das Intervall zwischen dem Aussetzen einer Leitart und dem Einsetzen ei-

ner neuen Leitart. Namengebend für die Zone ist eine Art, die innerhalb dieses Intervalls charakteristisch auftritt, aber in ihrer stratigraphischen Reichweite nicht auf die Zone beschränkt ist (z. B. *schneegansi*-Zone).

2) „partial range zone"

Im Gegensatz zum ATLAS...1 (1979: 26) wird der Begriff verwendet für das Intervall zwischen dem Einsetzen einer Leitart (namengebend für die Zone) und dem Einsetzen der neuen Leitart (z. B. *primitiva*-Zone), bzw. durch das Intervall zwischen dem Aussetzen einer Art und dem Aussetzen der folgenden Art (fide WEISS 1980: 24).

3) „total range zone"

Dieser Begriff wird für Zonen verwendet, die durch das Einsetzen einer Leitart und das Aussetzen derselben Leitart charakterisiert sind (z. B. *helvetica*-Zone).

In den Abbildungen wurden die für die Vergesellschaftung der jeweiligen Zone charakteristischen Arten bzw. die in den Zonen einsetzenden und aussterbenden Arten aufgeführt.

2.2 PLANKTISCHE FORAMINIFEREN-ZONEN

2.2.0 *Rotalipora appenninica*-Zone

Zonenart: partial range zone.

Untergrenze: erstes Auftreten von *Rotalipora appenninica* (RENZ, 1936).

Obergrenze: erstes Auftreten von *Rotalipora reicheli* MORNOD, 1950.

Alter: oberes Oberalb.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Zu nennen sind als *Rotalipora*-Vertreter neben der namengebenden *R. appenninica* (RENZ) die Arten *R. greenhornensis* (MORROW) und *R. ticinensis* (GANDOLFI). Großen Anteil an der Planktonforaminiferen-Fauna haben die Arten der Gattungen *Hedbergella* und *Praeglobotruncana* mit *H. delrioensis* (CARSEY), *H. simplex* (MORROW), *H. planispira* (TAPPAN) sowie *P. stephani* (GANDOLFI).

Bemerkungen: Die Zonenleitart *Rotalipora appenninica* (RENZ) kommt in den untersuchten Profilen selten bis gemein vor. Der Anteil der gekielten planktischen Foraminiferen liegt in allen Profilen deutlich unter dem der hedbergelliden Arten.

2.2.1 *Rotalipora brotzeni*-Zone

Zonenart: partial range zone.

Untergrenze: erstes Auftreten von *Rotalipora brotzeni* (SIGAL, 1948).

Obergrenze: erstes Auftreten von *Rotalipora cushmani* (MORROW, 1934).

Alter: Untercenoman.

Charakteristische planktische Foraminiferen: *Rotalipora brotzeni* (SIGAL) tritt mit *R. appenninica* (RENZ) und im oberen Teil der Zone zusammen mit *R. reicheli* MORNOD auf. Charakteristisch für die Plankton-Vergesellschaftung der

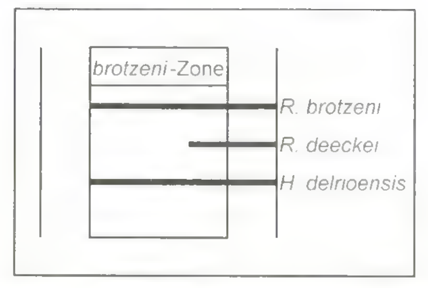


Abb. 5: Einsetzende Arten, *brotzeni*-Zone.

brotzeni-Zone vor allem des Subbetikums sind weiter *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI) und die *Hedbergella*-Arten *H. delrioensis* (CARSEY), *H. planispira* (TAPPAN) und *H. simplex* (MORROW).

Bemerkungen: Die hier definierte *brotzeni*-Zone entspricht nicht derjenigen im ATLAS...1, sondern faßt die dortigen *brotzeni*- und *reicheli*-Zonen zusammen. Auf die Ausweisung einer *reicheli*-Zone im oberen Teil der *brotzeni*-Zone wurde verzichtet, da die Leitart nur in einer Probe in größerem Umfang auftritt.

2.2.2 *Rotalipora cushmani*-Zone

Zonenart: total range zone.

Untergrenze: Einsetzen von *Rotalipora cushmani* (MORROW, 1934).

Obergrenze: Aussterben von *Rotalipora cushmani* (MORROW, 1934) und aller anderen Rotaliporen.

Alter: Mittelcenoman bis mittleres Ober-Cenoman.

Charakteristische planktische Foraminiferen: In der Begleitfauna der sehr variablen Leitart *Rotalipora cushmani* (MORROW) finden sich fast immer *R. greenhornensis* (MORROW), *Dicarinella imbricata* (MORNOD), *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI) sowie *Hedbergella delrioensis* (CARSEY), *H. planispira* (TAPPAN) und *H. simplex* (MORROW).

Bemerkungen: Verschiedene Autoren postulierten in der Vergangenheit eine Zweiteilung in eine untere und eine obere *cushmani*-Zone (z. B. PORTHAULT 1978: 190, Tab. 1; ATLAS...1:

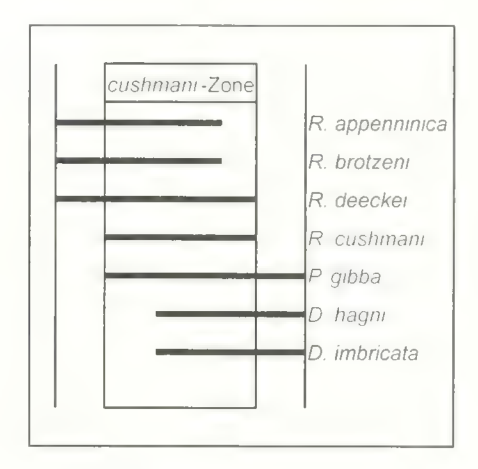


Abb. 6: Aussterbende und einsetzende Arten, *cushmani*-Zone.

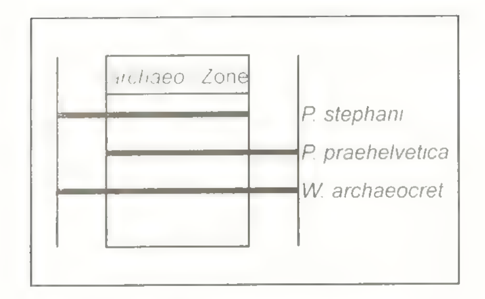


Abb. 7: Aussterbende und einsetzende Arten, *archaeocretacea*-Zone.

32, Tab. 3; 33, Tab. 4; WEIDICH 1984: 23). Da die Mächtigkeit der *cushmani*-Zone in den untersuchten Profilen jedoch sehr gering ist, wurde hier auf die Unterscheidung verzichtet.

2.2.3 *Whiteinella archaeocretacea*-Zone

Zonenart: interval zone.

Untergrenze: Aussterben von *Rotalipora*.

Obergrenze: Einsetzen von *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI, 1945).

Alter: oberes Obercenoman bis unteres Unterturon.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Die *archaeocretacea*-Zone läßt sich in den Profilen des Subbetikums und der Intermediären Zone nachweisen. Es fehlen sowohl Vertreter der älteren *Rotalipora* als auch der jüngeren *Marginotruncana*. Die Fauna ist geprägt durch die „großen Globigerinen", Arten der Gattung *Hedbergella*. Die Zonenleitart *Whiteinella archaeocretacea* PESSAGNO tritt nur selten auf. Häufig sind jedoch *Hedbergella delrioensis* (CARSEY), *H. planispira* (TAPPAN) und *Praeglobotruncana praehelvetica* (TRUJILLO). Untergeordnet finden sich *Dicarinella hagni* (SCHEIBNEROVA), *D. imbricata* (MORNOD), *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI) und *P. turbinata* (REICHEL). Einzelne Individuen biserialer Heterohelicidae, die wahrscheinlich *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG) zuzuordnen sind, spielen für die Zusammensetzung der Planktonfauna nur eine geringe Rolle.

Bemerkungen: Der Zeitraum zwischen dem Aussterben der Rotaliporen und dem Einsetzen der Marginotruncanen bzw. dem Auftreten der ersten *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI) ist in der Literatur u. a. als „Zone à grandes Globigerines" bekannt (z. B. SIGAL 1967, WONDERS 1980).

Die Basis des Turons läßt sich mit planktischen Foraminiferen nicht oder nur ungenügend fassen. CARON (1985) setzt die Basis des Turons mit dem Auftreten von *Whiteinella archaeocretacea* PESSAGNO, 1967 gleich. Zum Teil wird die Basis des Turons mit dem Einsetzen von *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI, 1945) gleich gesetzt (z. B. PESSAGNO 1967). Diese Art konnte aber in den bearbeiteten Profilen in der *archaeocretacea*-Zone nicht beobachtet werden.

In Übereinstimmung mit anderen Autoren (z. B. WEIDICH 1984; ATLAS...1 1979; KORSITZKI 1995) wurde die Cenoman/Turon-Grenze in die Mitte der *archaeocretacea*-Zone gelegt.

2.2.4 *Praeglobotruncana helvetica*-Zone

Zonenart: total range zone.

Untergrenze: Erstauftreten von *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI, 1945), Einsetzen der Marginotruncanen.

Obergrenze: Aussterben von *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI, 1945).

Alter: mittleres Unterturon bis unteres Mittelturon.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Charakteristisch für die *helvetica*-Zone ist das plötzliche Auftreten der Marginotruncanen mit den für den unteren Bereich der Zone bedeutenden einkieligen Vertretern *Marginotruncana renzi* (GANDOLFI), *M. marianosi* (DOUGLAS) und *M. sigali* (REICHEL). Deren Einfluß auf die Planktonfauna nimmt im Verlauf der Zone aber ab. In den höheren Bereichen der *helvetica*-Zone gewinnen die zweikieligen *Marginotruncana*-Arten *Marginotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO und *M. marginata* (REUSS) an Bedeutung und lösen die einkieligen Arten als bestimmende Vertreter der Gattung *Marginotruncana* ab.

Das Zonenleitfossil *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI) tritt in den untersuchten Profilen selten bis gemein auf. Im Vergleich zur *archaeocretacea*-Zone geht der Einfluß der Gattung *Praeglobotruncana* zurück, neben der Zonenleitart erscheint die schon aus der *archaeocretacea*-Zone bekannte *P. turbinata* (REICHEL). Nicht geringen Anteil an der Planktonfauna haben *Dicarinella hagni* (SCHEIBNEROVA) und *D. imbricata* (MORNOD), die gemein bis häufig anzutreffen sind.

Mit dem Einsetzen von *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG) erlangt der Anteil der Heteroheliciden an der Plankton-Vergesellschaftung erstmals größeres Gewicht.

Bemerkungen: Die Basis des Turons wird von einigen Autoren (BANDY 1967, PESSAGNO 1967) mit dem Einsetzen von *P. helvetica* gleichgesetzt. Dem wird hier nicht gefolgt. Die in dieser Arbeit beschriebene *helvetica*-Zone entspricht der Definition im ATLAS...1 (1979).

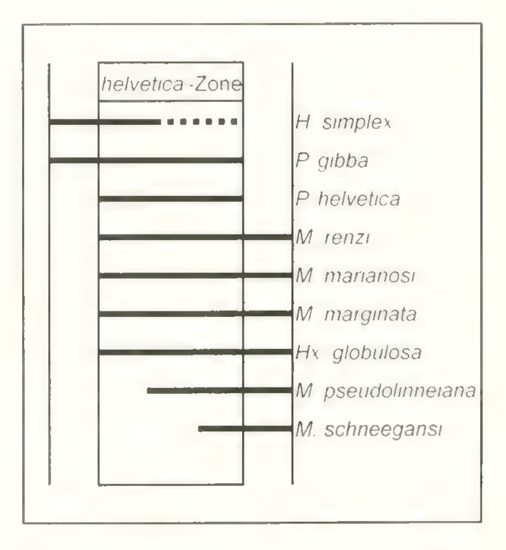


Abb. 8: Aussterbende und einsetzende Arten, *helvetica*-Zone.

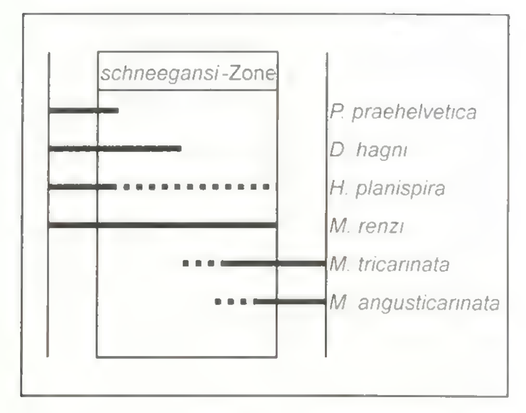


Abb. 9: Aussterbende und einsetzende Arten, *schneegansi*-Zone.

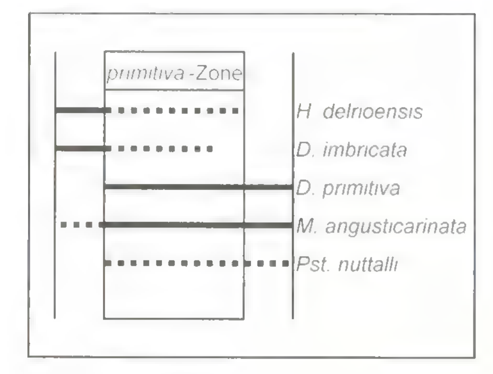


Abb. 10: Aussterbende und einsetzende Arten, *primitiva*-Zone.

2.2.5 *Marginotruncana schneegansi*-Zone

Zonenart: interval zone.

Untergrenze: Aussterben von *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI, 1945).

Obergrenze: Einsetzen von *Dicarinella primitiva* (DALBIEZ, 1955).

Alter: mittleres Mittelturon bis oberes Turon.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Die globotruncaniden Formen werden von *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI), *M. tricarinata* (QUEREAU) und *M. coronata* (BOLLI) dominiert. In den untersuchten Profilen war die Zonenleitform *M. schneegansi* (SIGAL) nur selten aufzufinden. Großen Anteil an der Planktonfauna haben die Heteroheliciden.

Bemerkungen: Die Blüte großer Formen von *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI), *M. tricarinata* (QUEREAU) und *M. coronata* (BOLLI) führte vor allem in der französischsprachigen Literatur zur Verwendung des Begriffes „Zone à grandes Rosalines“ (SIGAL 1955; LEHMANN 1963) für den Zeitabschnitt Oberturon bis Unterconiac.

2.2.6 *Dicarinella primitiva*-Zone

Zonenart: partial range zone.

Untergrenze: Erstauftreten von *Dicarinella primitiva* (DALBIEZ, 1955).

Obergrenze: Erstauftreten von *Dicarinella concavata* (BROTZEN, 1934).

Alter: unteres Coniac.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Das Leitfossil *Dicarinella primitiva* (DALBIEZ) tritt in den untersuchten Profilen nur selten auf. Die Vergesellschaftung der planktischen Foraminiferen wird geprägt von *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI), *M. pseudolinneiana* PESSAGNO und *Dicarinella imbricata* (MORNOD).

Bemerkungen: Im ATLAS...1 wird explizit keine *primitiva*-Zone ausgewiesen, die *schneegansi*-Zone reicht dort bis zum Einsetzen von *Dicarinella concavata* (BROTZEN). Die Grenze Turon/Coniac fällt dabei in den Bereich der *concavata*-Zone. Ich schließe mich der Meinung von WEIDICH (1984: 26) an, wonach das Erscheinen plan-konvexer, zweikieliger Globotruncanen ein brauchbares stratigraphisches Datum liefert, mit dem die Basis des Coniacs gleichzusetzen ist.

2.2.7 *Dicarinella concavata*-Zone

Zonenart: partial range zone.

Untergrenze: Erstauftreten von *Dicarinella concavata* (BROTZEN, 1934).

Obergrenze: Erstauftreten von *Dicarinella asymetrica* (SIGAL) und *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ, 1953).

Alter: mittleres Coniac bis Untersanton.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Kennzeichnend für die concavata-Zone sind weiterhin die „großen“ Globotruncanen *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI), *M. coronata* (BOLLI), *M. pseudolinneiana* PESSAGNO und *M. tricarinata* (QUEREAU). Die Gruppe der Heteroheliciden mit *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG) und Vertretern der Gattung *Pseudotextularia* kann einen größeren Anteil an der Planktonfauna erreichen. Das Zonenleitfossil *Dicarinella concavata* (BROTZEN) tritt in den bearbeiteten Profilen selten auf.

Bemerkungen: An der Wende Coniac/Santon treten bei den planktischen Foraminiferen keine charakteristischen Veränderungen hinsichtlich ihrer Morphologie auf. *Sigalia*

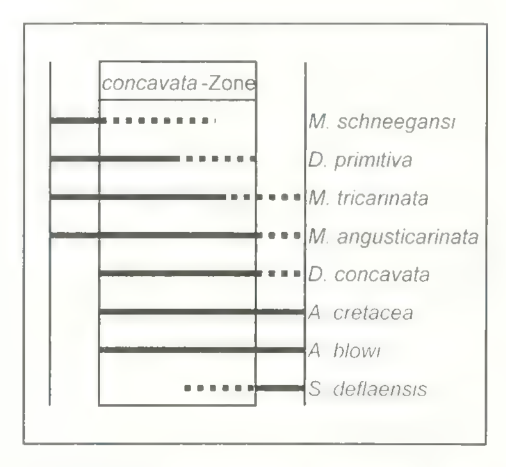


Abb. 11: Aussterbende und einsetzende Arten, *concavata*-Zone.

decoratissima (DE KLASZ) tritt in der *concavata*-Zone noch nicht auf, deshalb kann diese Art als Indikator für die folgende *asymetrica*-Zone gelten.

2.2.8 *Dicarinella asymetrica*-Zone

Zonenart: total range zone.

Untergrenze: Erstauftreten von *Dicarinella asymetrica* (SIGAL, 1952) und *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ, 1953).

Obergrenze: Aussterben von *Dicarinella asymetrica* (SIGAL, 1952) und *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ, 1953).

Alter: Mittelsanton bis Obersanton.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Das Zonenleitfossil trat in den untersuchten Proben nur sehr selten auf. Jedoch kann mit der zeitgleich auftretenden *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ) die Einordnung in die *asymetrica*-Zone erfolgen.

Charakteristisch für die Zone sind die letzten Vertreter der Gattung *Marginotruncana*. Zu nennen sind hier vor allem *M. pseudolinneiana* PESSAGNO, *M. marginata* (REUSS) und *M. paraconcavata* PORTHAULT. Die Heteroheliciden haben wiederum großen Anteil an der Zusammensetzung der Planktonfauna. Wichtige Arten sind neben der oben genannten *S. decoratissima* (DE KLASZ) *S. deflaensis* (SIGAL) und die im höheren Teil der *asymetrica*-Zone einsetzende *Ventilabrella eggeri* CUSHMAN. Gewissen Anteil an der Fauna haben die ebenfalls in den höheren Bereichen einsetzenden Globotruncanen *Globotruncana arca* (CUSHMAN), *G. linneiana* (D'ORBIGNY) und *Rosita fornicata* (PLUMMER).

Bemerkungen: Der Begriff „*asymetrica*-Zone" wurde beibehalten, weil er aus anderen Tethysprofilen gut eingeführt ist. Die zeitgleich auftretende, häufigere *S. decoratissima* ermöglicht die stratigraphische Zuordnung zur *asymetrica*-Zone bei Fehlen der Leitart *Dicarinella asymetrica* (SIGAL).

Die Unterscheidung von Arten der Gattungen *Marginotruncana* und *Globotruncana* kann große Schwierigkeiten bereiten, wenn der Umbilikalbereich der Individuen schlecht erhalten oder stark verschmutzt ist.

In der *decoratissima*-Zone des Subbetikums liegt der Anteil der gekielten planktischen Foraminiferen an der planktischen Gesamtfauna im Bereich von 40-60%.

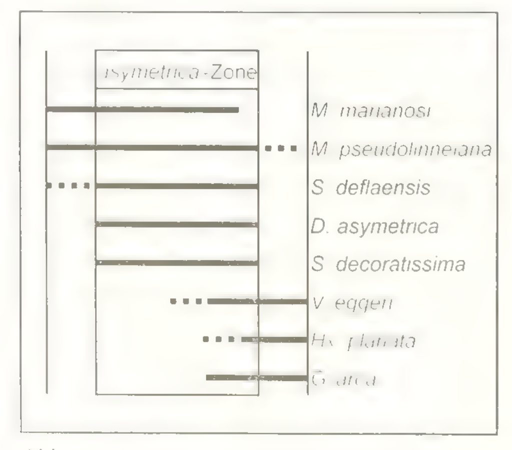


Abb. 12: Aussterbende und einsetzende Arten, *asymetrica* Zone.

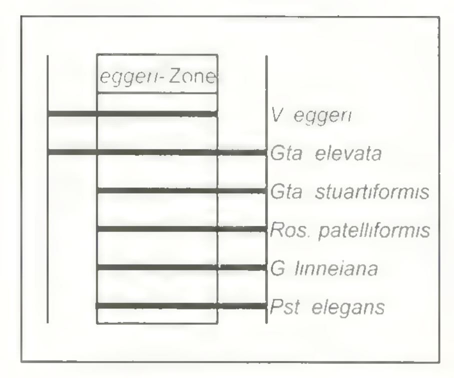


Abb. 13: Aussterbende und einsetzende Arten, *eggeri*-Zone.

2.2.9 *Ventilabrella eggeri*-Zone

Zonenart: partial range zone.

Untergrenze: Aussterben von *Dicarinella asymetrica* (SIGAL, 1952) und *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ, 1953), Einsetzen von *Gta. elevata* (BROTZEN, 1934).

Obergrenze: Aussterben von *Ventilabrella eggeri* (CUSHMAN, 1928).

Alter: unteres Campan.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Das Leitfossil *V. eggeri* (CUSHMAN), tritt in den Profilen des Subbetikums und der Intermediären Zone gemein bis häufig auf. In der *eggeri*-Zone nimmt jedoch insgesamt der Anteil der Heteroheliciden ab, während sich die Globotruncanen immer mehr entfalten. Die die Vergesellschaftung charakterisierenden Vertreter der Globotruncanidae sind *Globotruncana arca* (CUSHMAN), *G. linneiana* (D'ORBIGNY), *Rosita fornicata* (PLUMMER), *Ros. patelliformis* (GANDOLFI), *Globotruncanita elevata* (BROTZEN) und *Gta. stuartiformis* (DALBIEZ). Die Gruppe der hedbergelliden Formen wird von *Hedbergella holmdelensis* (OLLSON), *H. monmouthensis* (OLLSON) und *Archaeoglobigerina cretacea* (D'ORBIGNY) angeführt. Im Verlauf des Campans nimmt der Anteil der Heteroheliciden an der Planktonfauna ab, das Zonenleitfossil *Ventilabrella eggeri* (CUSHMAN) tritt selten bis gemein auf.

2.2.10 *Globotruncanita elevata*-Zone

Zonenart: interval zone.

Untergrenze: Aussterben von *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ, 1953).

Obergrenze: Einsetzen von *Globotruncana falsostuarti* SIGAL, 1952, Aussterben von *Globotruncanita elevata* (BROTZEN, 1934).

Alter: mittleres und höheres Campan.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Bezeichnend für die Zusammensetzung der Planktonfauna des mittleren und höheren Campans ist das Vorherrschen der Globotruncanen. Häufigste Formen sind *Globotruncanita elevata* (BROTZEN), *Globotruncanita stuartiformis* (DALBIEZ), *Globotruncana arca* (CUSHMAN), *G. linneiana* (D'ORBIGNY) und *Rosita patelliformis* (GANDOLFI). Untergeordnet finden sich Formen der *Hedbergella holmdelensis-monmouthensis*-Gruppe, *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG) und *Pseudotextularia elegans* (RZEHAK).

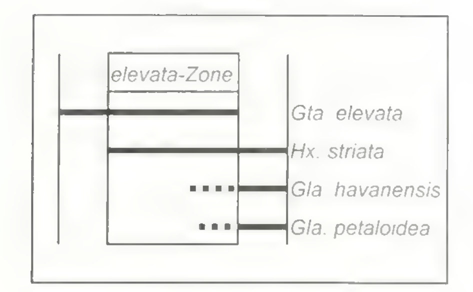


Abb. 14: Aussterbende und einsetzende Arten, *elevata*-Zone.

Bemerkungen: Die Zonenleitart *Globotruncanita elevata* (BROTZEN), wie auch *Gta. stuartiformis* (DALBIEZ) erscheinen bereits in der oberen *asymetrica*-Zone. Dies ist vergleichbar mit den Beobachtungen anderer Autoren (z. B. ROBASZYNSKI et al. 1983). Deshalb setze ich das Einsetzen des Campans mit dem Aussterben von *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ) gleich. Da in den Profilen *Globotruncanita calcarata* (CUSHMAN) nicht zu beobachten ist, muß auf die Ausweisung einer *calcarata*-Zone verzichtet werden. Die *elevata*-Zone erstreckt sich bis ans Ende des Campans.

Die paläogeographisch stabilen Verhältnisse während des Campans dokumentieren sich in der *elevata*-Zone durch das deutliche Überwiegen globotruncanider Formen. Ihr Anteil an der Gesamtfauna der planktischen Foraminiferen kann dabei über 90% betragen, und bewegt sich meist zwischen 70 und 80%.

2.2.11 *Globotruncana falsostuarti*-Zone

Zonenart: partial range zone.

Untergrenze: Einsetzen von *Globotruncana falsostuarti* SIGAL, 1952.



Abb. 15: Aussterbende und einsetzende Arten, *falsostuarti*-Zone.

Obergrenze: Einsetzen von *Rosita contusa* (CUSHMAN, 1926).

Alter: unteres Maastricht.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Kennzeichnend für die Fauna des unteren Maastrichts ist das Auftreten neuer, einkieliger Globotruncanen. Anzuführen sind *Globotruncana insignis* GANDOLFI, *G. esnehensis* NAKKADY und *G. dupeublei* CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS. Bestimmend für die Zusammensetzung der Planktonfauna sind weiterhin *Globotruncanita stuarti* (DE LAPPARENT), *Gta. stuartiformis* (DALBIEZ) und die Leitart *Globotruncana falsostuarti* SIGAL. Weiteres Merkmal der *falsostuarti*-Zone ist die Entwicklung neuer bi- und multiserialer Heteroheliciden. Hier wären zu nennen *Planoglobulina acervulinoides* (EGGER) und *Gublerina acuta* DE KLASZ. Darüber hinaus zeigen sich in der Gruppe der hedbergelliden Formen deutliche Veränderungen mit dem Auftreten von *Rugoglobigerina hexacamerata* BRONNIMANN, *Ru. macrocephala* BRONNIMANN und den ersten Vertretern der Gattung *Globotruncanella* REISS.

Bemerkungen: Die Basis des Maastrichts wird global mit dem Auftreten von *Globotruncana falsostuarti* SIGAL und *Globotruncanita stuarti* (DE LAPPARENT) gleichgesetzt (ROBASZYNSKI et al. 1983, SIGAL 1977). Auch bei Fehlen von *Globotruncana falsostuarti* SIGAL kann aufgrund der Vielzahl neu einsetzender Formen die Grenze zur vorhergehenden *elevata*-Zone gezogen werden.

In der *falsostuarti*-Zone geht der Anteil der Globotruncanidae an der Foraminiferen-Gesamtfauna zugunsten hedbergellider und heterohelicider Formen zurück.

2.2.12 *Rosita contusa*-Zone

Zonenart: partial range zone.

Untergrenze: Erstes Auftreten von *Rosita contusa* (CUSHMAN, 1926).

Obergrenze: Erstes Auftreten von *Racemiguembelina fructicosa* (EGGER, 1895).

Alter: oberes Maastricht.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Für den Faunenanteil der Globotruncanen bestimmend sind

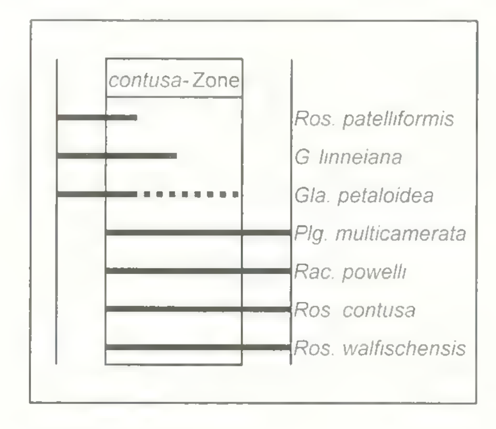


Abb. 16: Aussterbende und einsetzende Arten, *contusa*-Zone.

weiterhin die einkieligen Formen *Globotruncana insignis* GANDOLFI, *G. esnehensis* NAKKADY, *G. dupeublei* CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS, *Globotruncanita stuarti* (DE LAPPARENT) und *Gta. stuartiformis* (DALBIEZ).

Die Leitart *Rosita contusa* (CUSHMAN) tritt selten bis gemein auf. Die Gruppe der Heteroheliciden ist nach wie vor Veränderungen unterworfen. Es treten als neue Arten auf: *Planoglobulina multicamerata* (DE KLASZ) und *Racemiguembelina powelli* SMITH & PESSAGNO.

Bemerkungen: In der *contusa*-Zone bleiben die bisher bekannten Faunenvergesellschaftungen weitgehend bestehen, eindeutig nachweisbar ist sie jedoch nur im Subbetikum der Loma de Solana-Einheit und im Profil Loma de Planes (Intermediäre Zone).

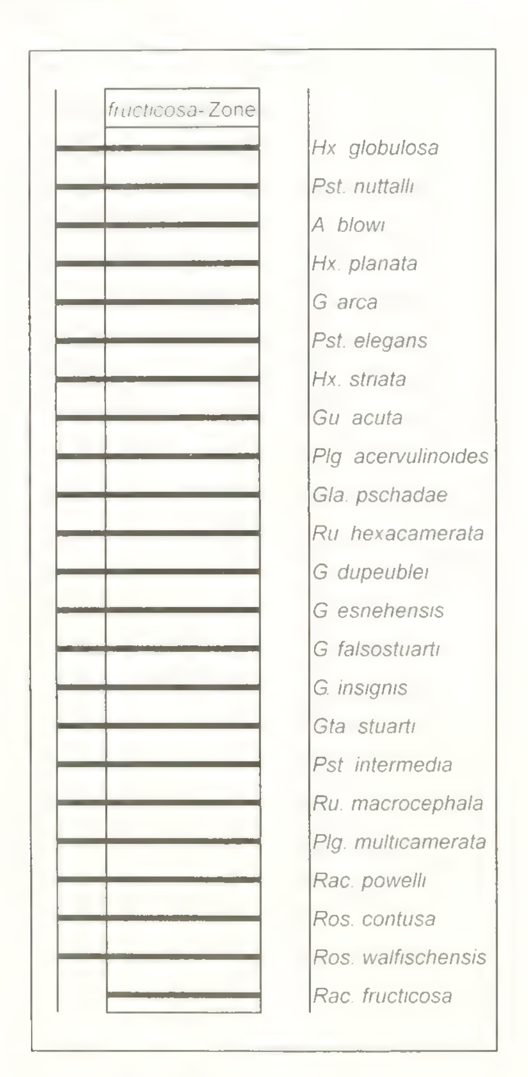


Abb. 17: Aussterbende und einsetzende Arten, *fructicosa*-Zone.

2.2.13 *Racemiguembelina fructicosa*-Zone

Zonenart: total range zone.

Untergrenze: Einsetzen von *Racemiguembelina fructicosa* (EGGER, 1895).

Obergrenze: Aussterben von *Racemiguembelina fructicosa* (EGGER, 1895), Aussterben der meisten planktischen Foraminiferen.

Alter: oberstes Maastricht.

Charakteristische planktische Foraminiferen: Die Fauna wird dominiert von den aus den anderen Zonen des Maastrichts bekannten einkieligen Globotruncanen und bi- und multiserialen Heteroheliciden. Die Zonenleitart tritt selten auf.

Bemerkungen: Für die oberen Bereiche des Maastrichts, kurz vor Erreichen der Kreide/Tertiär-Grenze, wäre eine Abnahme der Artendiversität mit einer Dominanz kugeliger und biserialer Formen charakteristisch (vgl. KELLER, LI & MACLEOD 1996). Nach der beobachteten Fauna in diesem Profil kann davon ausgegangen werden, daß die obersten Bereiche des Maastricht nicht erreicht wurden.

2.3 ZUSAMMENFASSUNG DER STRATIGRAPHISCHEN ERGEBNISSE

Die südostspanische Oberkreide läßt sich in 13 Planktonforaminiferen-Zonen (*brotzeni*- bis *fructicosa*-Zone) gliedern. Soweit möglich wurden bereits aus dem Tethysbereich bekannte Zonierungen verwendet (vgl. Abb. 18).

Während im unteren Teil der Oberkreide (Cenoman bis Santon) weitestgehend Übereinstimmung in der Zonierung herrscht, ergeben sich in der höheren Oberkreide (Campan bis Maastricht) einige Abweichungen zu den Zonierungen anderer Autoren (vgl. Abb. 18).

Im Gegensatz zu CARON (1985) und ROBASZYNSKI et al. (1983) wird im unteren Campan eine *Ventilabrella eggeri*-Zone ausgewiesen, dagegen konnten die *ventricosa*-Zone und die *calcarata*-Zone im Arbeitsgebiet nicht nachgewiesen werden. Somit ergibt sich hier für das Campan eine Untergliederung in *eggeri*-Zone (unteres Campan) und *elevata*-Zone (mittleres und höheres Campan).

Für das Maastricht erfolgt eine Unterteilung in drei Biozonen, in *Globotruncana falsostuarti*-, *Rosita contusa*- und *Racemiguembelina fructicosa*-Zone.

Ma	Stufe	Zone	datum levels	Ma	Stufe	Zone	datum levels	Ma	Stufe	Zone	datum levels	Ma	Stufe	Zone	datum levels
	Maastr.				Maastr.				Maastr.				Maastr.	fructicosa contusa falsostuarti	*fructicosa* *contusa* *falsostuarti* *elevata*
70	Campan	calcarata ventricosa elevata	*calcarata* *calcarata* *ventricosa*	70	Campan			70	Campan	calcarata ventricosa elevata	*calcarata* *calcarata* *ventricosa*	70	Campan	elevata eggeri	*eggeri*
78	Santon	asymetrica	*elevata* *asymetrica* *asymetrica*		Santon			78	Santon	asymetrica	*elevata* *asymetrica* *asymetrica*	78	Santon	asymetrica	*decoratissima* *asymetrica* *elevata* *decoratissima* *asyme*
82	Coniac	concavata schneegansi	*concavata*	88	Coniac	concavata schneegansi	*gr. concavata*	82 86	Coniac	concavata primitiva sigali	*concavata* *primitiva*	82 86	Coniac	concavata primitiva	*concavata* *primitiva*
	Turon				Turon	helvetica	*schneegansi* *helvetica*		Turon	helvetica	*helvetica*		Turon	helvetica	
92	Cenoman			90	Cenoman	archaeocretacea cushmani	*archaeocretacea* *cushmani* *cushmani*	92	Cenoman	cushmani	*archaeocretacea* *cushmani* *cushmani*	92	Cenoman	archaeocretacea cushmani brotzeni reicheli	*Rotal.* *cushmani*
	Alb				Alb				Alb				Alb	appenninica	*appenninica*

CARON (1985) | Atlas...1 (1979) | ROBASZYNSKI et al. (1983) | Diese Arbeit

Abb. 18 Planktische Foraminiferen-Zonen nach CARON (1985), ATLAS...1 (1979) und ROBASZYNSKI et al. (1983) im Vergleich zu dieser Arbeit.

3. PALÄONTOLOGISCHER TEIL

Im paläontologischen Teil werden 63 Arten planktischer Foraminiferen beschrieben. Bei allgemein bekannten Arten wird auf eine ausführliche Beschreibung verzichtet und auf die einschlägige Literatur verwiesen. In den Beschreibungen kommen die morphologischen Begriffe des ATLAS...1 (1979: 21-25) sowie jene von WEISS (1983: 35-38) zur Anwendung. Das Hauptaugenmerk bei der Beschreibung der Arten wird auf Merkmale gelegt, die für die Unterscheidung von anderen Arten wesentlich sind. Die einzelnen Arten werden dabei durch möglichst eindeutige Merkmale unterschieden, hier sei auf das Beispiel *Globotruncana falsostuarti* SIGAL/*Globotruncana dupeublei* CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS verwiesen.

BESCHREIBUNG DER PLANKTISCHEN FORAMINIFEREN

Gublerina acuta DE KLASZ, 1953
Taf.1, Fig. 3a, b

1953 *Gublerina acuta* n. sp. - DE KLASZ: 246-247; Taf. 8, Fig. 3a, b.
1983 *Gublerina acuta* DE KLASZ. - WEISS: 38-39; Taf. 1, Fig. 1-2.

Beschreibung: In der Frontansicht weist das längliche Gehäuse einfach multiseriale Wachstumsart auf. Der Endteil weist zwischen 6 und 10 Kammern auf, wobei nur letzten multiserial sind. Die Form der Kammern ist meist kugelig, im Endteil auch leicht oval. Ovale und leicht gebogene Form weisen die Kammersuturen auf. Die Kammern nehmen langsam an Größe zu.

Von der Seite betrachtet lassen die Kammern kugelige Form erkennen, die Suturen sind eingesenkt und gerade bis leicht gebogen.

Bemerkungen: Die Art wird bei WEISS (1983: 39-39) ausführlich beschrieben.

Vorkommen: Selten im unteren bis oberen Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Heterohelix globulosa (EHRENBERG, 1840)
Taf. 1, Fig. 4-5

1840 *Textularia globulosa* EHRENBERG, 1840. - EHRENBERG: 135, Taf. 4., Fig. 2β, 4β, 5β, 7β, 8β [fide ELLIS & MESSINA (ed.): Catalogue of Foraminifera].
1938 *Gümbelina globulosa* (EHRENBERG). - CUSHMAN: 6-7, Taf. 1, Fig. 28 [Kopie EHRENBERG 1840], 29-33.
1979 *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG, 1840). - SCHREIBER: 36-37, Taf. 3, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 1.
1991 *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG, 1840). - NEDERBRAGT: 341-343, Taf. 2, Fig. 1,2.

Beschreibung: Das biseriale Gehäuse nimmt gleichmäßig an Größe zu. Die kugelig geblähten Kammern, die von geraden Suturen getrennt werden, sind im allgemeinen etwas tiefer als breit und hoch. Unter dem Lichtmikroskop ist allenfalls eine sehr feine Längsstreifung zu beobachten.

Bemerkungen: *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG) unterscheidet sich von *Hx. striata* (EHRENBERG) durch die weitaus undeutlichere Längsstreifung. Übergangsformen zu *Pseudotextularia elegans* (RZEHAK, 1891) zeigen eine aufgeblähte letzte Kammer.

Vorkommen: Gemein bis massenhaft vom Turon bis ins Maastricht, *helvetica*- bis *fructicosa*-Zone.

Heterohelix navarroensis LOEBLICH, 1951
Taf. 1, Fig. 6-7

1951 *Heterohelix navarroensis* n. sp. - LOEBLICH: 107-108, Taf. 12, Fig. 1-3; Abb. 2.
1991 *Heterohelix navarroensis* LOEBLICH. - NEDERBRAGT: 345-346; Taf. 3, Fig. 5a-c.

Beschreibung: Das Gehäuse ist klein, die Seiten des Gehäuses verlaufen im wesentlichen subparallel (deutliches Unterscheidungsmerkmal zu *H. globulosa* (EHRENBERG)), die Kammern sind meist breiter als tief und hoch.

Vorkommen: Selten im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Tafel 1

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Planoglobulina acervulinoides* EGGER. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 12/16.
Fig. 2: *Planoglobulina acervulinoides* EGGER. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Seitenansicht; BSP 1998 V 12/17.
Fig. 3: *Gublerina acuta* DE KLASZ. - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; a: Frontansicht, b: Seitenansicht; BSP 1998 V 12/20.
Fig. 4: *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG). - Cortijo de Sta. Ines, si5, *elevata*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 7/1.
Fig. 5: *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG). - Cortijo de Sta. Ines, si5, *elevata*-Zone; Seitenansicht; BSP 1998 V 7/2.
Fig. 6: *Heterohelix navarroensis* LOEBLICH. - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 12/11.
Fig. 7: *Heterohelix navarroensis* LOEBLICH. - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Seitenansicht; BSP 1998 V 12/12.
Fig. 8: *Heterohelix planata* (CUSHMAN). - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 12/19.
Fig. 9: *Heterohelix planata* (CUSHMAN). - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Seitenansicht; BSP 1998 V 12/18.
Fig. 10: *Heterohelix striata* (EHRENBERG). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; a: Frontansicht, Detailaufnahme, b: Seitenansicht; BSP 1998 V 1/4.


1
2
8
3a
3b
9
4
5
10a
6
7
10b

Heterohelix planata (CUSHMAN, 1938)
Taf. 1, Fig. 8-9

1938 *Guembelina planata* n. sp. - CUSHMAN: 12-13; Taf. 2, Fig. 13a-14.
1967 *Heterohelix planata* (CUSHMAN). - PESSAGNO: 261-262; Taf. 86, Fig. 3-4; Taf. 89, Fig. 6-7.
1983 *Heterohelix planata* (CUSHMAN 1938). - WEISS: 44-45; Taf. 2, Fig. 1-3.
1991 *Heterohelix planata* (CUSHMAN). - NEDERBRAGT: 346; Taf. 3, Fig. 3a-c, 4a-c.

Beschreibung: Aus der Frontansicht zeigt sich ein biseriales Gehäuse mit 6 kugeligen Kammern im Endteil. Ebenso wie bei *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG) nehmen die Kammern gleichmäßig an Größe zu. Die Suturen sind eingesenkt, dabei leicht gebogen. Charakteristisch für die Kammeroberfläche ist eine striate Ornamentierung. Die Seitenansicht zeigt ovale Kammern, die durch eingesenkte und leicht gebogene Suturen getrennt werden.

Bemerkungen: Im Unterschied zu *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG) weist *Hx. planata* (CUSHMAN) in der Lateralansicht ovale, leicht zusammengedrückte Kammern auf.

Vorkommen: Selten bis gemein im ?oberen Santon, Campan bis Maastricht, ? obere *asymetrica*-, *eggeri*- bis *fructicosa*-Zone.

Heterohelix striata (EHRENBERG, 1840)
Taf. 1, Fig. 10a, b

1840 *Textularia striata* n. sp. - EHRENBERG: 135; Taf. 4, Fig. 1a-3a, Fig. 9a.
1973 *Heterohelix striata* (EHRENBERG). - SMITH & PESSAGNO: 19; Taf. 3, Fig. 10-11, 8-9; Taf. 4, Fig. 1-2.
1980 *Heterohelix striata* (EHRENBERG). - MASTERS: 101; Taf. 1, Fig. 9-11.
1983 *Heterohelix striata* (EHRENBERG). - WEISS: 48; Taf. 3, Fig. 5-6.

Beschreibung: *Heterohelix striata* (EHRENBERG) entspricht in ihrer äußeren Form *Hx. globulosa* (EHRENBERG), und unterscheidet sich von dieser durch die deutlich stärkere Berippung der Kammern.

Bemerkungen: WEIDICH (1984) betrachtet diese Art als ökologische Variante zu *Heterohelix globulosa*.

Vorkommen: Selten im ?oberen Santon, Campan-Maastricht (?obere *asymetrica*-, *elevata*- bis *mayaroensis*-Zone).

Planoglobulina acervulinoides (EGGER, 1899)
Taf. 1, Fig. 1-2

pars 1899 *Guembelina acervulinoides* n. sp. - EGGER: 36; Taf. 14, Fig. 20, Fig. 21-22.
1928 *Planoglobulina acervulinoides* (EGGER). - CUSHMAN: 3.
1960 *Planoglobulina acervulinoides* (EGGER). - OLLSON: 111; Taf. 47, Fig. 12a-13b.
1972 *Planoglobulina acervulinoides* (EGGER 1899). - MARTIN: 81-82; Taf. 3, Fig. 3-6.
1983 *Planoglobulina acervulinoides* (EGGER 1899). - WEISS: 50; Taf. 4, Fig. 5-7.
1991 *Planoglobulina acervulinoides* (EGGER 1899). - NEDERBRAGT: 356; Taf. 6, Fig. 5a-b, 6; Taf. 7, 1a-b.

Beschreibung: Die Frontansicht zeigt ein fächerförmiges, einfach multiseriales Gehäuse. Im multiserialen Teil sind mindestens 16 kugelige bis leicht ovale Kammern vorhanden, die an Größe rasch zunehmen. Lediglich an den letzten Kammern ist eine nur sehr geringe Größenzunahme festzustellen.Von der Seite betrachtet haben die Kammern ebenfalls nahezu kugelige Form, im mittleren Teil des Gehäuses sind die Kammern deutlich aufgeblasen. Die Kammersuturen sind eingesenkt und gebogen. Eine meist costate (grobrippige) Ornamentierung kennzeichnet die Oberfläche der Kammern.

Bemerkungen: Die taxonomische Geschichte von *Planoglobulina acervulinoides* (EGGER) wird von WEISS (1983: 49-50) ausführlich dargestellt. Die charakteristischen Merkmale, costate Ornamentierung und aufgeblasene Kammern im mittleren Teil des Gehäuses, führen zusammen mit der deutlich geringeren Kammeranzahl für eine gute Differenzierbarkeit gegenüber *Planoglobulina multicamerata* (DE KLASZ). Allerdings gibt es Zwischenformen beider Arten.

Vorkommen: Selten bis gemein im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Planoglobulina multicamerata (DE KLASZ, 1953)
Taf. 2, Fig. 1-2

1953 *Ventilabrella multicamerata* n. sp. - DE KLASZ: 230; Taf. 5, Fig. 1a-b.
1967 *Planoglobulina multicamerata* (DE KLASZ). - PESSAGNO: 272-273.

Tafel 2

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Planoglobulina multicamerata* (DE KLASZ). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 2/1.
Fig. 2: *Planoglobulina multicamerata* (DE KLASZ). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 2/2.
Fig. 3: *Pseudoguembelina costulata* (CUSHMAN). - Barranco del Gredero, hn8, *contusa*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 12/10.
Fig. 4: *Pseudotextularia elegans* (RZEHAK). - Barranco del Gredero, hn5, *falsostuarti-Zone*; Frontansicht; BSP 1998 V 2/21.
Fig. 5: *Pseudotextularia elegans* (RZEHAK). - Barranco del Gredero, hn5, *falsostuarti-Zone*; Seitenansicht; BSP 1998 V 7/5.
Fig. 6: *Pseudotextularia elegans* (RZEHAK). - Barranco del Gredero, hn5, *falsostuarti-Zone*; Seitenansicht; BSP 1998 V 1/11.
Fig. 7: *Pseudoguembelina palpebra* BRONNIMANN & BROWN. - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone. Frontansicht; BSP 1998 V 9/23.
Fig. 8: *Racemiguembelina intermedia* DE KLASZ. - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 2/9.
Fig. 9: *Racemiguembelina intermedia* DE KLASZ. - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 2/20.
Fig. 10: *Pseudotextularia deformis* (KIKOINE). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Seitenansicht; BSP 1998 V 12/15.
Fig. 11: *Racemiguembelina powelli* SMITH & PESSAGNO. - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 3/2.
Fig. 12: *Racemiguembelina powelli* SMITH & PESSAGNO. - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Mündungsansicht; BSP 1998 V 2/18.
Fig. 13: *Racemiguembelina fructicosa* (EGGER). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 3/3.
Fig. 14: *Racemiguembelina fructicosa* (EGGER). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 7/7.
Racemiguembelina fructicosa (EGGER). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Mündungsansicht; BSP 1998 V 3/4.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

1972 *Ventilabrella multicamerata* De Klasz. - Martin: 88, Taf. 3, Fig. 1a-b, 2.
1983 *Planoglobulina multicamerata* (De Klasz, 1953). - Weiss: 53-54; Taf. 6, Fig. 1-4.
1991 *Planoglobulina multicamerata* (De Klasz). - Nederbragt: 356-357; Taf. 7, Fig. 4-5.

Beschreibung: Das einfach multiserial aufgewachsene Gehäuse weist fächerförmige bis fast dreieckige Gestalt auf. Dem sehr kleinen Anfangsteil folgt ein multiserialer Endteil mit ca. 40 kugelförmigen und kleinen Kammern. Die Kammersuturen sind gebogen und nicht oder nur gering eingesenkt. In der Seitenansicht erscheint das Gehäuse flach und zusammengedrückt.

Bemerkungen: Unterschiede im Vergleich zu *Planoglobulina acervulinoides* (Egger) siehe oben.

Vorkommen: Selten bis gemein vom oberen Teil des unteren Maastrichts bis zum oberen Maastricht, höhere *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Pseudoguembelina costulata (Cushman, 1938)
Taf. 2, Fig. 3

1938 *Guembelina costulata* n. sp. - Cushman: 16-17; Taf. 3, Fig. 7a-9.
1953 *Pseudoguembelina costulata* (Cushman). - Bronnimann & Brown: 153-154; Abb. 5.
1967 *Pseudoguembelina costulata* (Cushman). - Pessagno: 24-25; Taf.6, Fig. 1-3, 4-5.
1983 *Pseudoguembelina costulata* (Cushman). - Weiss: 56; Taf. 6, Fig. 8-10.

Beschreibung: Das längliche, biseriale Gehäuse läßt einen leicht gelappten Umriß erkennen. Im Endteil befinden sich 6-8 Kammern. Die Kammerform ist oval, meist breiter als hoch und tief. Die Suturen sind schräg angeordnet und nur leicht eingesenkt. Langsame Zunahme der Kammergröße ist ein weiteres Merkmal des Gehäuses. Soweit erkennbar zeigen die Kammeroberflächen striate (feinrippige) Ornamentierung. Die Seitenansicht läßt ein zusammengedrücktes, flaches Profil erkennen.

Bemerkungen: Für diese Art sind die striate Ornamentierung und die längliche Gehäuseform charakteristisch.

Vorkommen: Nur in der *contusa*-Zone des Profiles Barranco del Gredero.

Pseudoguembelina palpebra Bronnimann & Brown, 1953
Taf. 2, Fig. 7

1953 *Pseudoguembelina palpebra* n. sp. - Bronnimann & Brown: 155; Abb. 9a-10b.
1957 *Pseudoguembelina excolata* (Cushman). - Montanaro Gallitelli: Taf. 31, Fig. 23.
1969 *Pseudoguembelina palpebra* Bronnimann & Brown. - Brown: 38; Taf. 1, Fig. 9a-10b.
1973 *Pseudoguembelina palpebra* Bronnimann & Brown. - Smith & Pessagno: 23-24; Taf. 8, Fig. 7-8.

Beschreibung: Das Gehäuse ist biserial aufgewachsen und zeigt im Gegensatz zu *Psg. costulata* (Cushman) gedrungene äußere Form. Der Umriß ist gelappt. Im Endteil befinden sich meist 6-7 kugelige bis ovale Kammern mit fein- bis grobrippiger Ornamentierung. Die Kammern nehmen schnell an Größe zu, die Suturen sind schräg angeordnet und sind leicht eingesenkt. Die Seitenansicht läßt ovale Kammern und leicht eingesenkte Suturen erkennen.

Vorkommen: Selten im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Pseudotextularia deformis (Kikoine, 1948)
Taf. 2, Fig. 10

1948 *Guembelina striata* (Ehrenberg) var. *deformis* n. ssp. - Kikoine: 20; Taf. 1, Fig. 8a-c.
1953 *Pseudotextularia elegans* Rzehak aff. var. *deformis* (Kikoine). - De Klasz: 232-233; Taf. 5, Fig. 3a, b.
1967 *Pseudotextularia deformis* (Kikoine). - Pessagno: 269; Taf. 90, Fig. 16.

Beschreibung: Die Art wird von Weiss (1983: 60-61; Taf. 8, Fig. 1-2) ausführlich beschrieben. Da nur zwei Exemplare vorliegen, wird hier auf eine ausführliche Beschreibung verzichtet.

Bemerkungen: Charakteristischer Unterschied zu *Pseudotextularia elegans* (Rzehak) ist die aus kräftigen Rippen bestehende Oberflächen-Ornamentierung.

Vorkommen: Zwei Exemplare in der *fructicosa*-Zone des Subbetikums (Loma de Solana-Einheit).

Pseudotextularia elegans (Rzehak, 1891)
Taf. 2, Fig. 4-6

1891 *Cuneolina elegans* Rzehak. - Rzehak: 4.
1895 *Pseudotextularia varians* Rzehak. - Rzehak: 217, Taf. 7, Fig. 1a, b.
non 1948 *Guembelina striata* var. *deformis* Kikoine. - Kikoine: 20, Taf. 1, Fig. 8a, b, c.
non 1981 *Pseudotextularia elegans* (Rzehak, 1891). - Nash: 72-74, Abb. 2, Taf. 1, Fig. 1-7.
1983 *Pseudotextularia elegans* (Rzehak, 1891) - Weiss: 61-62; Taf. 8, Fig. 5-7.
non 1991 *Pseudotextularia elegans* (Rzehak, 1891). - Nederbragt: 364, Taf. 10, Fig. 1,2.

Beschreibung: Das Gehäuse ist biserial und bikonvex in der Seitenansicht. Aus der Frontansicht betrachtet sind die Kammern deutlich breiter als tief und hoch, und durch leicht eingesenkte Suturen voneinander getrennt. Charakteristisch ist eine feine (striate), jedoch deutliche Längsstreifung an allen Kammern. Die Mündung ist als breiter niedriger Bogen ausgebildet.

Bemerkungen: Nach Weiss (1983: 62) zeigt der von Nash (1981) aufgestellte Neotypus eine typische *Pseudotextularia deformis* (Kikoine) und kann deshalb nicht akzeptiert werden. Nederbragt (1991) richtet sich ebenfalls nach diesem Neotypus. Die von Nederbragt (1991) abgebildete Form entspricht nicht der in Rzehak (1895: 217-218, Taf. VII, Fig. 1a, b) abgebildeten bzw. beschriebenen Form. In Anlehnung an Weiss (1983) wird hier deshalb die feinrippige (striate) *Pseudotextularia elegans* (Rzehak, 1891) von der grobberippten *Pseudotextularia deformis* (Kikoine, 1948) unterschieden. *Pseudotextularia elegans* ist eine sehr variable Form, es gibt Übergänge zu *Heterohelix globulosa* (Ehrenberg, 1840), bei denen die ersten Kammern kugelförmig und nur die letzten Kammern *Pseudotextularia*-ähnlich ausgebildet sind.

Vorkommen: Selten bis häufig vom unteren Campan bis ins obere Maastricht, *eggeri*- bis *fructicosa*-Zone.

Racemiguembelina fructicosa (EGGER, 1899)
Taf. 2, Fig. 13-15

partim 1895 *Pseudotextularia varians* n. sp. - RZEHAK: 217-218; Taf. 7, Fig. 2, ?Fig. 3, non 1a-b.
partim 1899 *Guembelina fructicosa* n. sp. - EGGER: 35; Taf. 14, Fig. 8-9, non Fig. 24-26.
1973 *Racemiguembelina fructicosa* (EGGER). - SMITH & PESSAGNO: 33-35; Taf. 12, Fig. 1-8.
1983 *Racemiguembelina fructicosa* (EGGER 1899). - WEISS: 64; Taf. 9, Fig. 5.

Beschreibung: Das konische Gehäuse ist mehrfach multiserial aufgewachsen. Dem kleinen Anfangsteil folgt ein großer multiserialer Endteil mit ca. 25 kugelförmigen bis leicht ovalen Kammern, deren Größe langsam zunimmt. Die Kammersuturen sind nur gering eingesenkt. Meist ist eine grobrippige Ornamentierung erkennbar.

Bemerkungen: Wesentlich für die Abgrenzung zu *Racemiguembelina powelli* SMITH & PESSAGNO ist das kleine Anfangs-/Endteil-Verhältnis (deutlich <1), sowie die erhöhte Kammeranzahl im Endteil des Gehäuses. Diese Leitart des obersten Maastrichts ließ sich nur im Subbetikum der Loma de Solana-Einheit nachweisen.

Vorkommen: Selten bis gemein im obersten Maastricht, *fructicosa*-Zone.

Racemiguembelina intermedia DE KLASZ, 1953
Taf. 2, Fig. 8-9

1953 *Pseudotextularia intermedia* n. sp. - DE KLASZ: 231-232; Taf. 5, Fig. 2a-c.
1983 *Racemiguembelina intermedia* (DE KLASZ). - WEISS: 65; Taf. 8, Fig. 8-10; Taf. 9, Fig. 1-2.

Beschreibung: Das biseriale, im Endteil mehrfach multiseriale Gehäuse hat konische Form. Der Endteil wird aus 8-10 fein (striat) ornamentierten Kammern aufgebaut. Die ersten Kammern des Endteils sind *Pseudotextularia*-ähnlich aufgebaut, also dicker als breit und hoch, und nehmen rasch an Größe zu. Darauf folgen kugelige und deutlich kleinere Kammern. Die Kammersuturen sind leicht gebogen und etwas eingesenkt. Lateral erscheint das Gehäuse dreieckig in der Form, mit ovalen Kammern. Die letzten Kammern sind kugelig und deutlich kleiner.

Bemerkungen: Individuen, deren letzte Kammern nicht erhalten sind, lassen sich nicht immer eindeutig einer der beiden Arten *Pseudotextularia elegans* (RZEHAK) oder *Racemiguembelina intermedia* DE KLASZ zuordnen.

Vorkommen: Selten bis gemein im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Racemiguembelina powelli SMITH & PESSAGNO, 1973
Taf. 2, Fig. 11-12

1973 *Racemiguembelina powelli* n. sp. - SMITH & PESSAGNO: 35-37, Taf. 11, Fig. 4-12.
1983 *Racemiguembelina powelli* SMITH & PESSAGNO 1973. - WEISS: 65-66, Taf. 9, Fig. 3-4.

Beschreibung: Dem biserialen Anfangsteil folgt ein etwa gleich großer multiserialer Endteil mit ± kugeligen Kammern. Die Kammern nehmen langsam an Größe zu. Ihre Suturen sind nur leicht eingesenkt und gebogen.

Bemerkungen: Diese Art ist charakterisiert durch das Anfangs-/Endteil-Verhältnis von ca. 1:1. Damit läßt sie sich von *Racemiguembelina fructicosa* (EGGER) unterscheiden, bei der dieses Verhältnis deutlich zugunsten des multiserialen Endteils verschoben ist. WEISS (1983: 66) beschreibt diese Art als phylogenetisches Bindeglied zwischen *Racemiguembelina intermedia* (DE KLASZ) und *Rac. fructicosa* (EGGER).

Vorkommen: Selten bis gemein im mittleren bis höheren Maastricht, *contusa*- bis *fructicosa*-Zone.

Sigalia decoratissima (DE KLASZ, 1953)
Taf. 3, Fig. 1-2

1953 *Ventilabrella decoratissima* n. sp. - DE KLASZ: 228, Taf. 4, Fig. 5a-b.
1957 *Gublerina decoratissima* (DE KLASZ). - MONTANARO GALLITELLI: 140-141, Taf. 32, Fig. 8.
1963 *Ventilabrella deflaensis* (SIGAL). - KUPPER: 635-636, Taf. 1, Fig. 14a, b.
1969 *Sigalia deflaensis* (SIGAL). - BROWN: 42-43, Taf. 2, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 8, 9.
1970 *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ). - PORTHAULT: 63; Taf. 9, Fig. 6, 7.

Beschreibung: Das Gehäuse weist zunächst eine zweizeilige, später fächerartige Form auf. Charakteristisches Merkmal von *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ) sind die stark skulptierten, bogenförmigen Suturen vor allem im oberen Teil des Gehäuses. Von der Seite betrachtet erscheint *S. decoratissima* (DE KLASZ) flach zusammengedrückt.

Bemerkungen: Die starke Skulptur auf den Kammersuturen führt zu einer deutlichen Unterscheidbarkeit von *Sigalia deflaensis* (SIGAL).

Vorkommen: Selten bis gemein im höheren Santon, *asymetrica*-Zone.

Sigalia deflaensis (SIGAL, 1952)
Taf. 3, Fig. 3

1952 *Gümbelina (Gümbelina, Ventilabrella) deflaensis* n. sp. - SIGAL: 36, Abb. 41 [Holotypus].
1963 *Sigalia deflaensis* (SIGAL) emend. - SALAJ & SAMUEL: 105, Taf. 7, Fig. 1a, b.
1966 *Sigalia deflaensis* (SIGAL, 1952). - SALAJ & SAMUEL: 227, Tab. 37, Fig. 1, 2.

Beschreibung: Anfangs zeigt das Gehäuse einen zweizeiligen Aufbau, der später in einen dreizeiligen Bau münden kann. Die Suturen sind bogenförmig und erhaben. Auf den Kammeroberflächen ist eine feine Längsstreifung erkennbar.

Bemerkungen: Unterschiede zu *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ) siehe dort.

Vorkommen: Selten im Santon, ?obere *concavata*- bis *asymetrica*-Zone.

Ventilabrella eggeri CUSHMAN, 1928
Taf. 3, Fig. 4-6

1928 *Ventilabrella eggeri* n. sp. - CUSHMAN: 2-3; Taf. 1, Fig. 10-12.
1972 *Ventilabrella glabrata* CUSHMAN. - MARTIN: 86-87, Taf. 1, Fig. 8-9c.
1983 *Ventilabrella eggeri* CUSHMAN, 1928. - WEISS: 66-67, Taf. 9, Fig. 6-8.
1991 *Ventilabrella eggeri* CUSHMAN. - NEDERBRAGT: 369, Taf. 12, Fig. 5-7b.

Beschreibung: Die ersten Kammern sind biserial angeordnet, dann folgen bis zu 6 Reihen multiserialer, kugeliger Kammern mit striater Oberfläche. Die Suturen sind eingesenkt. Von der Seite betrachtet erscheint das Gehäuse abgeflacht.

Vorkommen: Gemein bis häufig vom oberen Santon bis ins untere Campan, obere *asymetrica*- bis *eggeri*-Zone.

Hedbergella delrioensis (CARSEY, 1926)
Taf. 13, Fig. 10-12

1926 *Globigerina cretacea* D'ORBIGNY var. *delrioensis* n. var. - CARSEY: 43, 44 [ohne Abb.].
1961 *Hedbergella delrioensis* (CARSEY). - LOEBLICH & TAPPAN: 275, Taf. 2, Fig. 11-13.
1979 *Hedbergella delrioensis* (CARSEY, 1926). - ATLAS...1: 123-128; Taf. 22, Fig. 1a-c, 2a-c; Taf. 23, Fig. 1-3.
1984 *Hedbergella delrioensis* (CARSEY, 1926). - WEIDICH: 81, Taf. 3, Fig. 1-4.

Beschreibung: Die Nabelseite ist durch kugelförmige Kammern, gerade und eingesenkte Suturen, sowie einen kleinen Nabel (ca. 1/4 des Gehäusedurchmessers) gekennzeichnet. Die Spiralseite weist 5-6, ebenfalls kugelige Kammern im letzten Umgang auf, wobei die Größe der Kammern schnell zunimmt. Die die Kammern trennenden Suturen sind eingesenkt, dabei schräg bis gebogen angeordnet. Das laterale Profil ist niedrig-trochospiral.

Bemerkungen: *Hedbergella delrioensis* (CARSEY) ist im Vergleich zu *H. planispira* (TAPPAN) etwas höher trochospiral und hat eine geringere Anzahl Kammern im letzten Umgang.

Vorkommen: Gemein bis häufig vom Cenoman bis ins untere Santon, fraglich im höheren Santon, *brotzeni*- bis *concavata*-Zone, ?*asymetrica*-Zone.

Hedbergella holmdelensis OLSSON, 1964
Taf. 14, Fig. 1-3

1964 *Hedbergella holmdelensis* n. sp. - OLSSON: 160; Taf. 1, Fig. 1a-c.
1983 *Hedbergella holmdelensis* OLSSON, 1964. - ROBASZYNSKI et al.: 261; Taf. 43, Fig. 1a-c.

Bemerkungen: Die Art wird bei ROBASZYNSKI et al. (1983: 261) ausführlich beschrieben. Sie unterscheidet sich von *Hedbergella monmouthensis* (OLSSON) durch die glatten Kammeroberflächen.

Vorkommen: Gemein bis häufig vom oberen Santon bis ins Maastricht, *asymetrica*- bis *fructicosa*-Zone.

Hedbergella monmouthensis (OLSSON, 1960)
Taf. 14, Fig. 4-6

1960 *Globorotalia monmouthensis* n. sp. - OLSSON: 47; Taf. 9, Fig. 22-24.
1962 *Praeglobotruncana (Hedbergella) monmouthensis* (OLSSON). - BERGGREN: 37; Taf. 8, Fig. 1-3; Abb. 4.
1983 *Hedgergella monmouthensis* (OLSSON, 1960). - ROBASZYNSKI et al.: 262; Taf. 43, Figs. 2a-c, 3a-c.

Bemerkungen: Die Art wird bei ROBASZYNSKI et al. (1983: 261) ausführlich beschrieben. Sie unterscheidet sich von *Hedbergella holmdelensis* OLSSON dadurch, daß ihre kugeligen Kammern oft feine Stachelansätze zeigen.

Vorkommen: Gemein bis häufig in Campan und Maastricht, *eggeri*- bis *fructicosa*-Zone.

Hedbergella planispira (TAPPAN, 1940)
Taf. 14, Fig. 7-9

1940 *Globigerina planispira* n. sp. - TAPPAN: 122; Taf. 19, Fig. 12a-c.
1957 *Praeglobotruncana planispira* (TAPPAN). - BOLLI et al.: 267; Taf. 22, Fig. 3, 4.
1961 *Hedbergella planispira* (TAPPAN). - LOEBLICH & TAPPAN: 276-277; Taf. 5, Fig. 4-11.
1967 *Hedbergella planispira* (TAPPAN). - PESSAGNO: 283-284; Taf. 51, Fig. 1; Taf. 53, Fig. 1-4.
1979 *Hedbergella planispira* (TAPPAN). - ATLAS...1: 139-144; Taf. 27, Fig. 1-3; Taf. 28, Fig. 1-4.
1984 *Hedbergella planispira* (TAPPAN, 1940). - WEIDICH: 81-82, Taf. 3, Fig. 5-8.

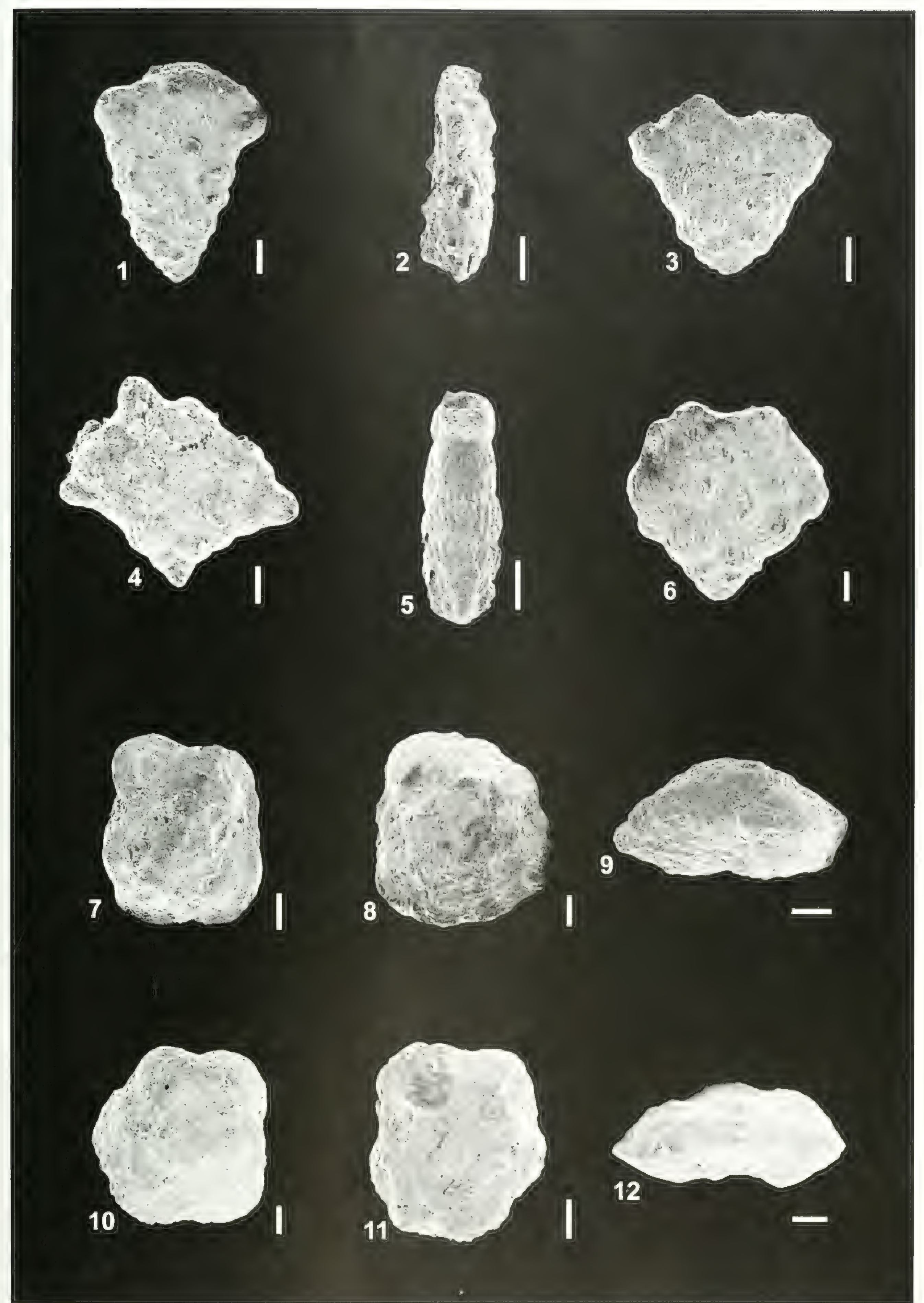
Beschreibung: Die Umbilikalseite ist durch kugelförmige Kammern, gerade und eingesenkte Suturen und einen relativ großen Nabelbereich (ca. 1/3 des Gehäusedurchmessers) gekennzeichnet. 6-8 kugelige, langsam an Größe zunehmende Kammern mit geraden, eingesenkten Suturen zeichnen die Spiralseite aus. Das Gehäuse zeigt einen gerundeten Umriß. In der Seitenansicht erscheint das Gehäuseprofil fast planspiral bis niedrig-trochospiral.

Bemerkungen: Es gibt Übergänge zu *Hedbergella delrioensis* (CARSEY). Hier wurden alle planspiralen Formen der Art *H. planispira* (TAPPAN) zugerechnet.

Tafel 3

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ). - Cortijo de Sta. Ines, si1, *asymetrica*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 8/7.
Fig. 2: *Sigalia decoratissima* (DE KLASZ). - Cortijo de Sta. Ines, si1, *asymetrica*-Zone; Seitenansicht; BSP 1998 V 8/8.
Fig. 3: *Sigalia deflaensis* (SIGAL). - Cortijo de Sta. Ines, si1, *asymetrica*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 12/39.
Fig. 4: *Ventilabrella eggeri* CUSHMAN. - Cortijo de Sta. Ines, si3, *eggeri*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 7/11.
Fig. 5: *Ventilabrella eggeri* CUSHMAN. - Cortijo de Sta. Ines, si3, *eggeri*-Zone; Frontansicht; BSP 1998 V 12/40.
Fig. 6: *Ventilabrella eggeri* CUSHMAN. - Cortijo de Sta. Ines, si3, *eggeri*-Zone; Seitenansicht; BSP 1998 V 4/4.
Fig. 7: *Rotalipora appenninica* (RENZ). - Barranco de Cañada lengua, ec2, *appenninica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/42.
Fig. 8: *Rotalipora appenninica* (RENZ). - Barranco de Cañada lengua, ec2, *appenninica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/40.
Fig. 9: *Rotalipora appenninica* (RENZ). - Barranco de Cañada lengua, ec2, *appenninica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/41.
Fig. 10: *Rotalipora brotzeni* (SIGAL). - Barranco de Cañada lengua, ec2, *appenninica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/37.
Fig. 11: *Rotalipora brotzeni* (SIGAL). - Barranco de Cañada lengua, ec2, *appenninica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/38.
Fig. 12: *Rotalipora brotzeni* (SIGAL). - Barranco de Cañada lengua, ec2, *appenninica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/39.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Vorkommen: Vom Alb bis ins untere Coniac, *appenninica*- bis *primitiva*-Zone.

Hedbergella simplex (MORROW, 1934)
Taf. 14, Fig. 10-12

1934 *Hastigerinella simplex* n. sp. - MORROW: 198-199; Abb. 6a, b.
1954 *Hastigerinella simplicissima* MAGNE & SIGAL, 1954. - MAGNE & SIGAL: 487; Taf. 14, Fig. 11a-c.
1961 *Clavihedbergella simplex* (MORROW). - LOEBLICH & TAPPAN: 274; Taf. 3, Fig. 11-14.
1970 *Hedbergella flandrini* nov. sp. - PORTHAULT: 64-65; Taf. 10, Fig. 1a, b, 2a, b, 3.
1979 *Hedbergella simplex* (MORROW, 1934). - ATLAS...1: 145-150; Taf. 29, Fig. 1-3; Taf. 30, Fig. 1a-c, 2a-c.

Beschreibung: Die Art ist im ATLAS...1 (1979: 145-150) ausführlich beschrieben. Charakteristisch ist die leicht gestreckte, fingerförmige Form der Kammern des letzten Umgangs.

Bemerkungen: Infolge des z. T. schlechten Erhaltungszustandes der kleinen Formen wird hier nicht zwischen den sehr ähnlichen Formen *Hedbergella simplex* (MORROW) und *H. flandrini* (PORTHAULT, 1970), die als abweichendes Merkmal spatelförmige Kammern haben soll, unterschieden.

Vorkommen: Gemein bis häufig vom Alb bis ins Turon, fraglich im Coniac und unteren Santon, *appenninica*- bis *schneegansi*-Zone, ?*primitiva*- bis *concavata*-Zone.

Rotalipora appenninica (RENZ, 1936)
Taf. 3, Fig. 7-9

1936 *Globotruncana appenninica* n. sp. - RENZ. 14, Abb. 2; Taf. VI, Fig. 1-11 [Schnittbilder]; Taf. VII, Fig. 1 [Schliffe]; Abb. 2.
1954 *Rotalipora apenninica* (O. RENZ), 1936. - HAGN & ZEIL: 22-23; Taf. 1, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 11-12; Taf. 5, Fig. 1 [Dünnschliffe].
1961 *Rotalipora appenninica* (O. RENZ). - LOEBLICH & TAPPAN: 296-297; Taf. 7, Fig. 11.
1962 *Rotalipora appeninica appenninica* (RENZ). - LUTERBACHER & PREMOLI SILVA: 266-268; Taf. 19, Fig. 1-2; Taf. 28, Fig. 1-4; Taf. 21, Fig. 1-4 [Topotypen].
1969 *Rotalipora apenninica* (RENZ). - CARON & LUTERBACHER: 26; Taf. 8, Fig. 8a-c.
1978 *Thalmanninella appenninica* (O. RENZ). - WONDERS: 130-132; Taf. 1, Fig. 5-6.
1979 *Rotalipora appenninica* (RENZ, 1936). - ATLAS...1: 59-64; Taf. 4, Fig. 1-3; Taf. 5, Fig. 1-3.

Beschreibung: Die Umbilikalseite ist durch 5 bis 6½ dreieckige bis trapezoedrische Kammern gekennzeichnet, deren Suturen radial verlaufen und eingesenkt sind. *Rotalipora appenninica* (RENZ) besitzt einen sehr kleinen Nabel (max. ¼ des Gehäusedurchmessers). Die Primarmündung ist extraumbilikal-umbilikal. Auf der Spiralseite findet man petaloide Kammern, die schnell an Größe zunehmen und durch erhabene Suturen getrennt sind. Wichtig ist dabei, daß die Suturen des letzten Umgangs den vorhergehenden Umgang unter nahezu rechtem Winkel berühren. Von der Seite betrachtet erscheint die Gehäuseform bikonvex. *R. appeninica* (RENZ) weist nur einen Kiel auf.

Bemerkungen: *Rotalipora appeninica* (RENZ) ist von *R. gandolfii* LUTERBACHER & PREMOLI-SILVA vor allem durch den rechten Winkel zu unterscheiden, den die erhabenen Suturen der Spiralseite mit der vorhergehenden Kammer bilden.

Vorkommen: Gemein bis häufig im oberen Alb bis ins höhere Cenoman, *appenninica*-Zone bis mittlere *cushmani*-Zone.

Rotalipora brotzeni (SIGAL, 1948)
Taf. 3, Fig. 10-12

1948 *Thalmanninella brotzeni* n. sp. - SIGAL: 101; Taf. 1, Fig. 5a-c.
1979 *Rotalipora brotzeni* (SIGAL, 1948). - ATLAS...1: 65-68; Taf. 6, Fig. 1-2.

Beschreibung: Die Spiralseite weist 5 bis 7 halbmondförmige Kammern im letzten Umgang auf, deren Suturen erhaben sind und schräg oder leicht gebogen angeordnet sein können. Der Kammerumriß ist leicht gelappt. Blattförmige bis trapezoedrische Kammern kennzeichnen die Umbilikalseite. Darüber hinaus zeigen sich umbilikal erhabene Suturen und ein enger Nabel, der nur ca. ¼ des größten Gehäusedurchmessers einnimmt. Charakteristisch für die Lateralansicht ist neben dem bikonvexen Profil der deutlich ausgeprägte Kiel.

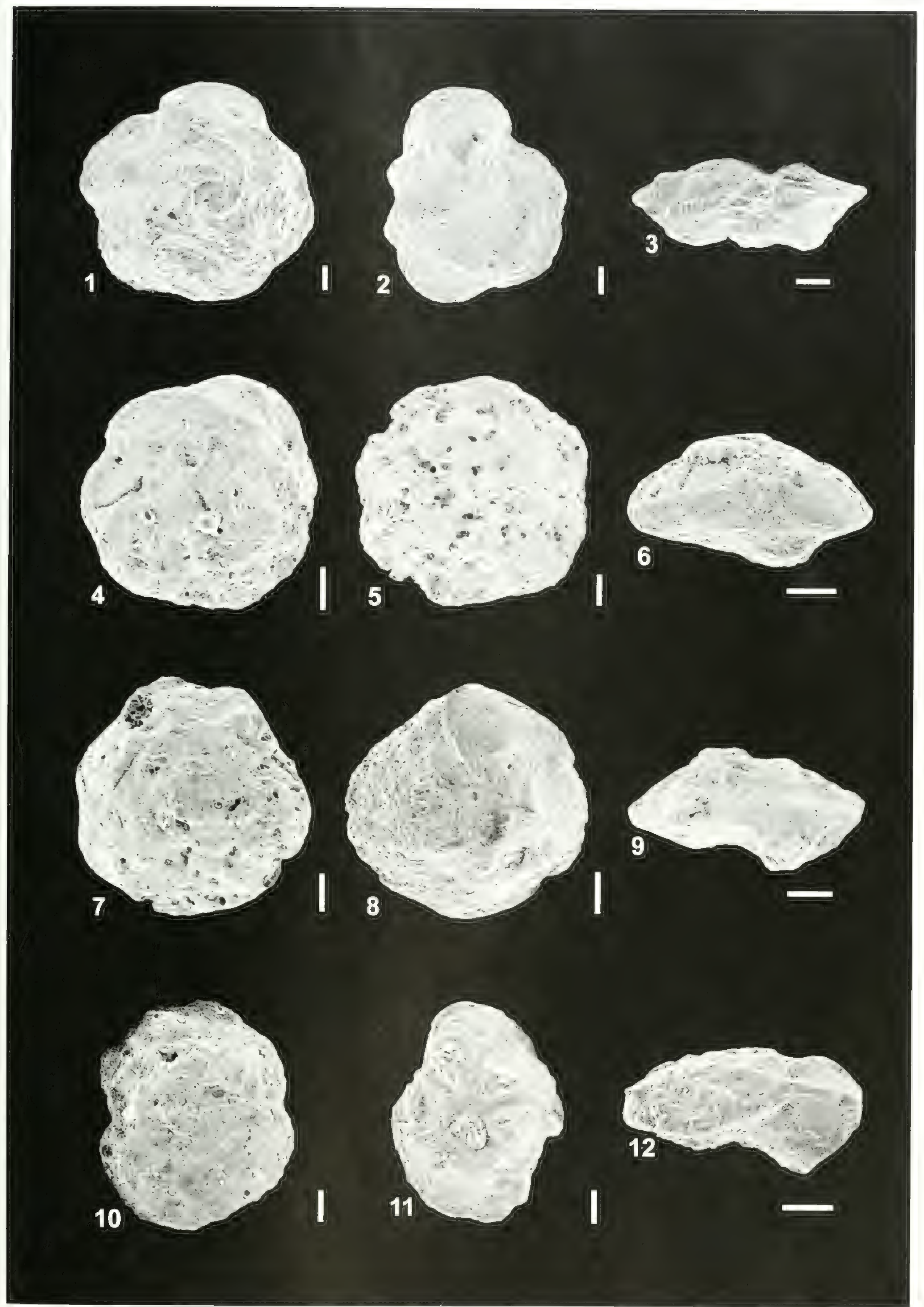
Bemerkungen: Unterscheidbar von *Rotalipora appenninica* (RENZ) ist *R. brotzeni* (SIGAL) durch die erhabenen Suturen auf der Umbilikalseite.

Vorkommen: Selten bis häufig vom Unter- bis tieferen Obercenoman, *brotzeni*- bis untere *cushmani*-Zone.

Tafel 4

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Rotalipora cushmani* (MORROW). - Barranco de Cañada lengua, ec8, *cushmani*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/34.
Fig. 2: *Rotalipora cushmani* (MORROW). - Barranco de Cañada lengua, ec8, *cushmani*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/35.
Fig. 3: *Rotalipora cushmani* (MORROW). - Barranco de Cañada lengua, ec8, *cushmani*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/36.
Fig. 4: *Rotalipora gandolfi* LUTERBACHER & PREMOLI-SILVA. - Barranco de Cañada lengua, ec7, *cushmani*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/29.
Fig. 5: *Rotalipora gandolfi* LUTERBACHER & PREMOLI-SILVA. - Barranco de Cañada lengua, ec7, *cushmani*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/28.
Fig. 6: *Rotalipora gandolfi* LUTERBACHER & PREMOLI-SILVA. - Barranco de Cañada lengua, ec7, *cushmani*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/30.
Fig. 7: *Rotalipora greenhornensis* (MORROW). - Barranco de Cañada lengua, ec8, *cushmani*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/31.
Fig. 8: *Rotalipora greenhornensis* (MORROW). - Barranco de Cañada lengua, ec8, *cushmani*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/32.
Fig. 9: *Rotalipora greenhornensis* (MORROW). - Barranco de Cañada lengua, ec8, *cushmani*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/33.
Fig. 10: *Rotalipora reicheli* MORNOD. - Barranco de Cañada lengua, ec7, *cushmani*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/27.
Fig. 11: *Rotalipora reicheli* MORNOD. - Barranco de Cañada lengua, ec7, *cushmani*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/25.
Fig. 12: *Rotalipora reicheli* MORNOD. - Barranco de Cañada lengua, ec7, *cushmani*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/26.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Rotalipora cushmani (MORROW, 1934)

Taf. 4, Fig. 1-3

1934 *Globorotalia cushmani* n. sp. - MORROW: 199; Taf. 31, Fig. 4a-b [Holotypus].
1942 *Rotalipora turonica* n. sp. - BROTZEN: 32-33; Abb. 10 [Holotypus]; Abb. 11/4.
1954 *Rotalipora turonica* BROTZEN. - HAGN & ZEIL: 27-28; Taf. 1, Fig. 5; Taf. 4, Fig. 3-4 [Dünnschliffe].
1954 *Rotalipora cushmani* (MORROW), 1934. - HAGN & ZEIL: 29-30; Taf. 1, Fig. 3; Taf. 4, Fig. 8-10 [Dünnschliffe].
1957 *Rotalipora turonica* BROTZEN. - BOLLI, LOEBLICH & TAPPAN: Taf. 9, Fig. 6a-c.
1966 *Rotalipora cushmani cushmani* (MORROW, 1934). - SALAJ & SAMUEL: 184-185; Taf. 13, Fig. 2a-c, 4a-c.
1967 *Rotalipora cushmani* (MORROW). - PESSAGNO: 292-294; Taf. 51, Fig. 6-9, Taf. 101, Fig. 5-7.
part.1979 *Rotalipora montsalvensis* MORNOD, 1950. - ATLAS...1: 95-98; Taf. 15, Fig. 2a-c.
1980 *Rotalipora thomei* HAGN & ZEIL, 1954. - WEISS: 132-133; Taf. 19, Fig. 1-3; Taf. 20, Fig. 1-3.
1984 *Rotalipora cushmani* (MORROW, 1934). - WEIDICH: 86-88; Taf. 8-9.
1995 *Rotalipora cushmani* (MORROW, 1934). - KORSITZKE: 143-145; Taf. 5, Fig. 1-9.

Beschreibung: Umbilikal können Kammern beobachtet werden, die annähernd dreieckigen Umriß besitzen und leicht bis z. T. stark gewölbt ausgebildet sein können. Die trennenden Suturen sind radial angeordnet und eingesenkt. Der Nabel nimmt bis zu einem Drittel des größten Gehäusedurchmessers ein, ist im allgemeinen jedoch nur von mäßiger Größe. Die Primärmündung ist extraumbilikal-umbilikal. Spiralseitig sind 4$^1/_2$ bis 7 petaloide Kammern erkennbar, deren Suturen eingesenkt, dabei gerade oder auch leicht gebogen sind. Die Kammeroberfläche zeigt sich deutlich hervorgewölbt. In der Lateralansicht ist das meist bikonvexe (manchmal auch konvex-plane) Profil erkennbar. *Rotalipora cushmani* (MORROW) hat einen kräftig ausgebildeten Kiel.

Bemerkungen: Die große Variabilität von *Rotalipora cushmani* (MORROW) wird von WEIDICH (1984: 87-88) ausführlich diskutiert.

Vorkommen: Selten bis gemein im oberen Cenoman, *cushmani*-Zone.

Rotalipora gandolfii LUTERBACHER & PREMOLI-SILVA, 1962

Taf. 4, Fig. 4-6

1962 *Rotalipora appenninica gandolfii* nom. nov. - LUTERBACHER & PREMOLI-SILVA: 267-268; Taf. XIX, Fig. 3a-c.
1979 *Rotalipora appenninica* (RENZ, 1936). - ATLAS...1: 60-64; Taf. 4, Fig. 1-3; Taf. 5, Fig. 1-3.

Beschreibung: Die Spiralseite weist 6-7 petaloide, schnell an Größe zunehmende Kammern auf. Die zwischen den Kammern liegenden Suturen sind schräg angeordnet, erhaben, und treffen die Suturen der vorletzten Windung unter einem Winkel von etwa 90°. Der Gehäuseumriß ist deutlich gelappt. Die Umbilikalseite zeigt dreieckige bis trapezoedrische Kammern mit radial angeordneten und eingesenkten Suturen. Der Nabelbereich nimmt ca. $^1/_3$ bis $^1/_4$ des größten Gehäusedurchmessers ein. Das laterale Profil ist bikonvex, es ist nur ein Kiel ausgebildet.

Bemerkungen: *Rotalipora gandolfii* LUTERBACHER & PREMOLI-SILVA unterscheidet sich von *R. appenninica* (RENZ) vor allem durch die schrägen Suturen der Spiralseite.

Vorkommen: Selten bis gemein im höheren Cenoman, *cushmani*-Zone.

Rotalipora greenhornensis (MORROW, 1934)

Taf. 4, Fig. 7-9

1934 *Globorotalia greenhornensis* n. sp. - MORROW: 199-200; Taf. 31, Fig. 1a-c [Holotypus].
1948 *Rotalipora globotruncanoides* n. sp. - SIGAL: 100-101; Taf. 1, Fig. 4a-c [Holotypus]; Taf. 2, Fig. 3-5 [Paratypen].
1955 *Thalmanninella greenhornensis* (MORROW). - BRÖNNIMANN & BROWN: 535-536; Taf. 20, Fig. 7-9.
1972 *Rotalipora greenhornensis* (MORROW). - BARR: 16; Taf. 3, Fig. 3-4.
1979 *Rotalipora greenhornensis* (MORROW, 1934). - ATLAS...1: 85-90; Taf. 3, Fig. 1; Taf. 12, Fig. 1-2 [Topotypen]; Taf. 13, Fig. 1-2.
1984 *Rotalipora greenhornensis* (MORROW, 1934). - WEIDICH: 89; Taf. 5, Fig. 9-15.

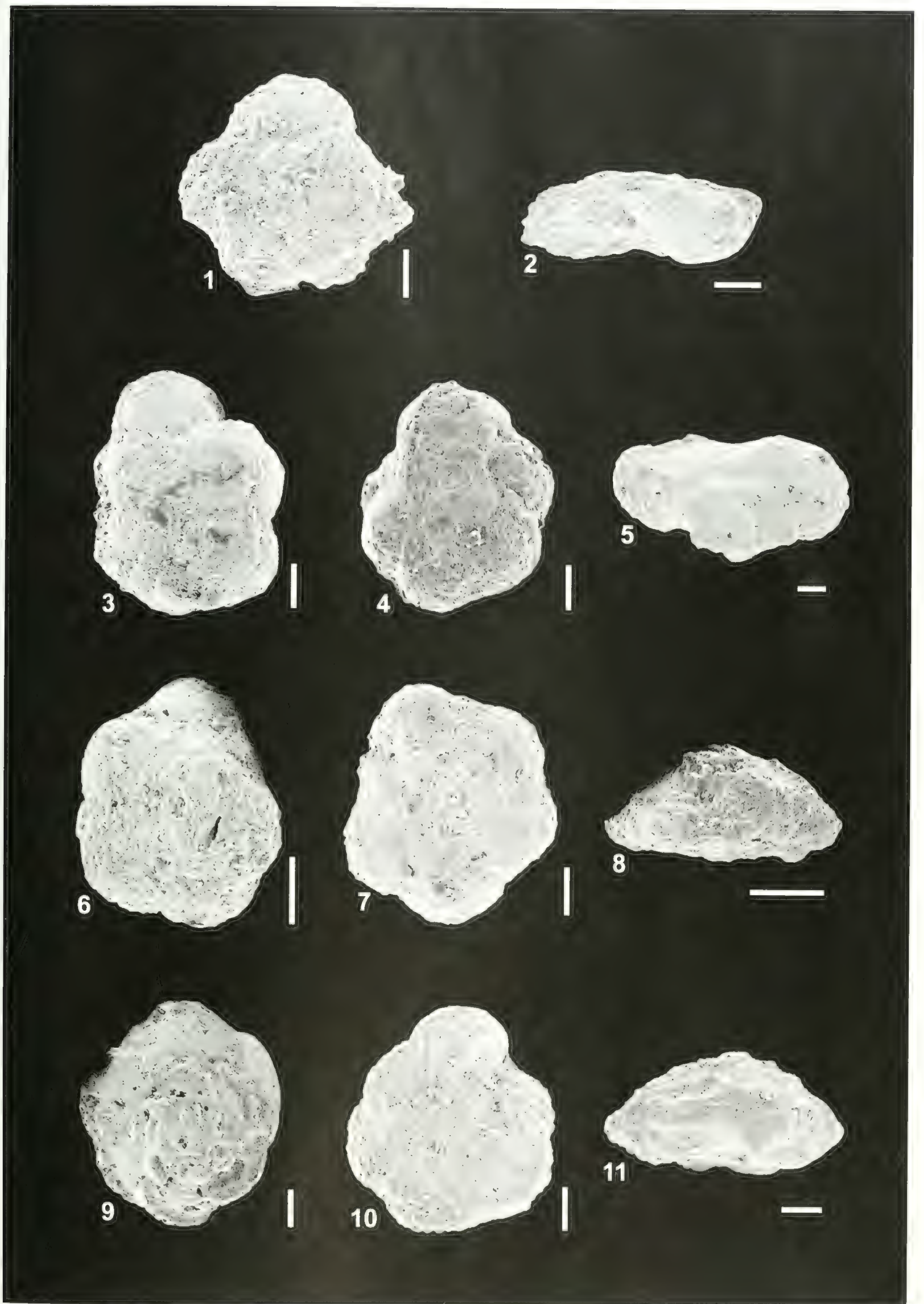
Bemerkungen: Die Art wird im ATLAS...1 (1979: 85-90) ausführlich beschrieben. WEIDICH (1984: 89) beobachtete morphologische Übergänge zu *Rotalipora brotzeni* (SIGAL) und *R. deeckei* (FRANKE).

Vorkommen: Gemein bis häufig im Obercenoman, *cushmani*-Zone.

Tafel 5

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER). - Barranco de Cañada lengua, cc8, *cushmani*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/22.
Fig. 2: *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER). - Barranco de Cañada lengua, cc8, *cushmani*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/24.
Fig. 3: *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI). - Barranco de Cañada lengua, cc12, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/21.
Fig. 4: *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI). - Barranco de Cañada lengua, cc12, *helvetica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/20.
Fig. 5: *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI). - Barranco de Cañada lengua, cc12, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/18.
Fig. 6: *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI). - Barranco de Cañada lengua, cc10, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/16.
Fig. 7: *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI). - Barranco de Cañada lengua, cc10, *helvetica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/15.
Fig. 8: *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI). - Barranco de Cañada lengua, cc10, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/17.
Fig. 9: *Praeglobotruncana turbinata* (REICHEL). - Barranco de Cañada lengua, cc12, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/14.
Fig. 10: *Praeglobotruncana turbinata* (REICHEL). - Barranco de Cañada lengua, cc12, *helvetica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/12.
Fig. 11: *Praeglobotruncana turbinata* (REICHEL). - Barranco de Cañada lengua, cc12, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/13.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

Rotalipora reicheli MORNOD, 1950
Taf. 4, Fig. 10-12

1950 *Glt. (Rotalipora) reicheli* n. sp. - MORNOD: 583-584; Abb. 5/IVa-c [Holotypus]; Abb. 6/1-6 [Topotypen]; Taf. 15, Fig. 2-8 [Topotypen].
1954 *Rotalipora reicheli* MORNOD, 1949. - HAGN & ZEIL: 25-26; Taf. 1, Fig. 2; Taf. 4, Fig. 1-2 [Dünnschliffe].
1976 *Rotalipora reicheli* MORNOD, 1949. - CARON: 330-331; Abb. 2a-c [Neotypus]; Taf. 2, Fig. 1-5 [Topotypen].
1978 *Thalmanninella reicheli* (MORNOD). - WONDERS: 134; Taf. 2, Fig. 4a-c.
1978 *Thalmanninella deeckei* (FRANKE). - WONDERS: 134-135; Taf. 3, Fig. 3-4.
1979 *Rotalipora reicheli* MORNOD, 1950. - ATLAS...1: 99-106; Taf. 16 [Topotypus]; Taf. 17-18.
1984 *Rotalipora reicheli* MORNOD, 1950. - WEIDICH: 89; Taf. 5, Fig. 16-18; Taf. 6.

Beschreibung: Die Spiralseite weist 6 bis 7 blatt- bis halbmondförmige Kammern mit erhabenen, gebogenen Suturen im letzten Umgang auf. Die Oberfläche der Kammern ist flach. Der Gehäuseumriß ist schwach bis mäßig gelappt. Auf der Umbilikalseite sind die Kammern trapezförmig ausgebildet. Zwischen den Kammern befinden sich meist erhabene Suturen die gerade oder leicht gebogen verlaufen. Charakteristisch für die Umbilikalseite ist weiterhin der weite Nabel (ca. 1/3 des Gehäusedurchmessers). Seitlich betrachtet erscheint das Profil niedrig-trochospiral und bikonvex, mit deutlicher Herauswölbung der Umbilikalseite.

Bemerkungen: Morphologisch sind sich die beiden Arten *Rotalipora deeckei* (FRANKE) und *R. reicheli* MORNOD sehr ähnlich, und werden in der Literatur als homöomorphe Formen bezeichnet (z. B. PORTHAULT 1969: 533). Die beiden Arten werden hier nicht unterschieden, da das vorhandene Material keine genaue Zuordnung zuläßt.

Vorkommen: Selten bis gemein im höheren Untercenoman bis Obercenoman, obere *brotzeni-* bis *cushmani-*Zone.

Praeglobotruncana delrioensis (PLUMMER, 1931)
Taf. 5, Fig. 1-2

1931 *Globorotalia delrioensis* n. sp. - PLUMMER: 199; Taf. 13, Fig. 2 [Holotypus].
1961 *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER, 1931). - LOEBLICH & TAPPAN: 280, 282, 284; Taf. 6, Fig. 9-12.
1967 *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER). - PESSAGNO: 286-287; Taf. 52, Fig. 3-5; Taf. 100, Fig. 7.
1979 *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER, 1931). - ATLAS...2: 29-32; Taf. 43, Fig. 1-2.
1984 *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER, 1931). - WEIDICH: 90; Taf. 10, Fig. 1-3.

Bemerkungen: Die Art wird im ATLAS...2 (1979) ausführlich beschrieben.

Vorkommen: Selten bis gemein im Cenoman, *brotzeni-* und *cushmani-*Zone.

Praeglobotruncana helvetica (BOLLI, 1945)
Taf. 5, Fig. 3-5; Taf. 16; Fig. 10

1945 *Glogotruncana helvetica* n. sp. - BOLLI: 226-227; Abb. 1/9-12; Taf. 9, Fig. 6-8.
1957 *Helvetoglobotruncana helvetica* (BOLLI). - REISS: 137-138; Abb. 5/i; Abb. 6/m.
1963 *Globotruncana helvetica posthelvetica* n. subsp. - HANZLIKOVA: 325-327; Taf. 1, Fig. 1a-c [Holotypus], Taf. 1, Fig. 2a-c, 3a-c, 4a-c [Paratypen].
1967 *Marginotruncana helvetica* (BOLLI). - PESSAGNO: 306; Taf. 53, Fig. 9-13; Taf. 54, Fig. 1-3; Taf. 99, Fig. 4; Taf. 100, Fig. 4 [Dünnschliffe].
1979 *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI, 1945). - ATLAS...2: 39-42; Taf. 46, Fig. 1-2.
1985 *Helvetoglobotruncana helvetica* (BOLLI). - CARON: 60; Abb. 30/7-8.

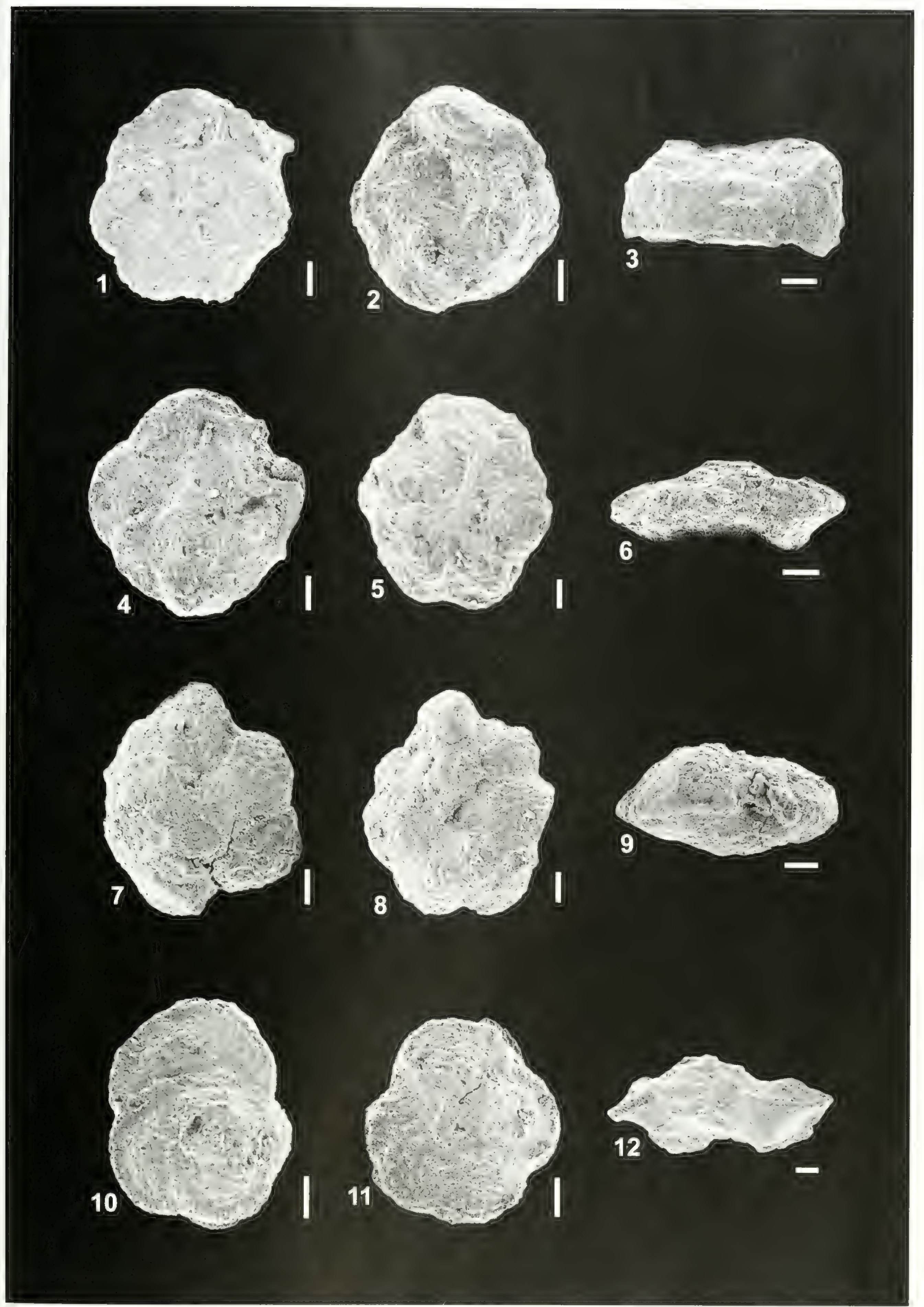
Beschreibung: Die Spiralseite weist 5-7 blattförmige, flache Kammern im letzten Umgang auf. Die eingesenkten Suturen sind meist schräg gestellt, können aber auch gebogen sein. Auf der Oberfläche der Kammern sitzen verschieden häufige Pusteln. Auf der Umbilikalseite sind die Kammern halbkugelförmig und deutlich gebläht ausgebildet. Die stark eingesenkten Suturen verlaufen radial. Auch auf der Umbilikalseite können die Kammeroberflächen mit verschiedener Anzahl von Pusteln besetzt sein. Sehr variabel ist die Größe des Nabels. Von der Seite betrachtet erscheint das Gehäuseprofil nahezu plankonvex, es ist ein Kiel ausgebildet.

Vorkommen: Selten bis gemein im unteren Turon, *helvetica-*Zone.

Tafel 6

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Dicarinella asymetrica* (SIGAL). - Cortijo de Sta. Ines, si1, *asymetrica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/11a.
Fig. 2: *Dicarinella asymetrica* (SIGAL). - Cortijo de Sta. Ines, si1, *asymetrica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/11b.
Fig. 3: *Dicarinella asymetrica* (SIGAL). - Cortijo de Sta. Ines, si1, *asymetrica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/10.
Fig. 4: *Dicarinella hagni* (SCHEIBNEROVA). - Barranco de Cañada lengua, ec10, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/5.
Fig. 5: *Dicarinella hagni* (SCHEIBNEROVA). - Barranco de Cañada lengua, ec10, *helvetica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/4.
Fig. 6: *Dicarinella hagni* (SCHEIBNEROVA). - Barranco de Cañada lengua, ec10, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/6.
Fig. 7: *Dicarinella imbricata* (MORNOD). - Barranco de Cañada lengua, ec10, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/8.
Fig. 8: *Dicarinella imbricata* (MORNOD). - Barranco de Cañada lengua, ec10, *helvetica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/7.
Fig. 9: *Dicarinella imbricata* (MORNOD). - Barranco de Cañada lengua, ec10, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/9.
Fig. 10: *Dicarinella primitiva* (DALBIEZ). - Sierra de la Puerta, sc12, *primitiva*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 11/1.
Fig. 11: *Dicarinella primitiva* (DALBIEZ). - Sierra de la Puerta, sc12, *primitiva*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 11/2.
Fig. 12: *Dicarinella primitiva* (DALBIEZ). - Sierra de la Puerta, sc12, *primitiva*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 11/3.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Praeglobotruncana stephani (GANDOLFI, 1942)
Taf. 5, Fig. 6-8

1942 *Globotruncana stephani* n. sp. - GANDOLFI: 130-133; Taf. 3, Fig. 4a-c [Holotypus], 5a-c.
1969 *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI). - CARON & LUTERBACHER: 26; Taf. 8, Fig. 7a-c.
1979 *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI, 1942). - ATLAS...2: 47-50; Taf. 48 [Topotypen].

Bemerkungen: Die Art ist im ATLAS...2 (1979) ausführlich beschrieben. Sie unterscheidet sich von *Praeglobotruncana turbinata* (REICHEL) durch die geringere Höhe des Gehäuses.

Vorkommen: Selten bis gemein vom Untercenoman bis ins Unterturon, *brotzeni*- bis untere *helvetica*-Zone.

Praeglobotruncana turbinata (REICHEL, 1950)
Taf. 5, Fig. 9-11

1950 *Globotruncana stephani* GANDOLFI var. turbinata n. var. - REICHEL: 608-610.
1980 *Praeglobotruncana turbinata* (REICHEL, 1950). - WEISS: 128-129; Taf. 7, Fig. 2; Taf. 8, Fig. 3-4.

Bemerkungen: Charakteristisch für *Praeglobotruncana turbinata* (REICHEL) sind die hochgewölbte Spiralseite und die aufgesetzten („reitenden") Innenwindungen. Dadurch läßt sie sich gut von allen anderen Praeglobotruncanen unterscheiden.

Vorkommen: Selten bis gemein vom Untercenoman bis ins Unterturon, *brotzeni*- bis untere *helvetica*-Zone.

Dicarinella asymetrica (SIGAL, 1952)
Taf. 6, Fig. 1-3; Taf. 16, Fig. 1

1952 *Globotruncana asymetrica* n. sp. - SIGAL: 34-35; Abb. 35 [Holotypus].
1955 *Globotruncana (Globotruncana) ventricosa carinata* DALBIEZ, new subsp. - DALBIEZ: 168-169; Abb. 8a-c [Holotypus], 8 d.
1962 *Globotruncana concavata* (BROTZEN) 1934. - HERM: 70-71, Taf. 5, Fig. 4.
part.1967 *Marginotruncana concavata* (BROTZEN). - PESSAGNO: 304-305; Taf. 58, Fig. 4-6, Taf. 95, Fig. 6-7 [Dünnschliffe].
1970 *Globotruncana carinata* DALBIEZ. - KUHRY: 302-303; Taf. 2, Fig. 10-12, 19-21.
1979 *Dicarinella asymetrica* (SIGAL, 1952). - ATLAS...2: 61-66, Taf. 51, Fig. 1a-c, 2a-c; Taf. 52; Taf. 55, Fig. 2a-c.
1980 *Marginotruncana carinata* (DALBIEZ). - WONDERS: 122-123; Taf. 6, Fig. 1a-c.
1984 *Dicarinella asymetrica* (SIGAL, 1952). - WEIDICH: 93; Taf. 15, Fig. 13-15.
1995 *Dicarinella asymetrica* (SIGAL, 1952). - KORSITZKE: 152-153; Taf. 8, Fig. 1-6.

Beschreibung: Die Umbilikalseite zeigt stark herausgewölbte Kammern mit trapezoedrischer Form. Die Kammersuturen verlaufen radial und sind eingesenkt. Um den Nabel ist ein periumbilikaler „Kiel" ausgebildet. Sechs halbmond- bis blattförmige Kammern im letzten Umgang kennzeichnen die Spiralseite. Die Größe der Kammern nimmt mäßig zu. Radial gebogene bis schräg gestellte Suturen sind weiteres Kennzeichen der Spiralseite. Der Gehäuseumriß ist schwach gelappt. In der Seitenansicht erscheint das Profil stark asymmetrisch, mit ebener bis leicht konkaver Spiral- und stark konvexer Umbilikalseite. Es sind zwei Kiele ausgebildet, die sehr eng beieinander liegen und durch ein sehr schmales imperforiertes Kielband getrennt sind.

Bemerkungen: Die Art ist im ATLAS...2 (1979) ausführlich beschrieben. Sie unterscheidet sich von *Dicarinella concavata* (BROTZEN, 1934) durch die Ausbildung der periumbilikalen Leisten im Nabelbereich.

Vorkommen: Selten in der *asymetrica*-Zone des Subbetikums.

Dicarinella concavata (BROTZEN, 1934)
Taf. 16, Fig. 2

1934 *Rotalia concavata* n. sp. - BROTZEN: 66; Taf. 3, Fig. b.
part.1967 *Marginotruncana concavata* (BROTZEN). - PESSAGNO: 304-305; Taf. 58, Fig. 1-3, 7-9; Taf. 99, Fig. 1, 3 [Dünnschliffe].
1970 *Globotruncana concavata* (BROTZEN). - KUHRY: 300-302; Taf. 2, Fig. 16-18 [Lectotypus], Abb. 6 [Kopie aus BROTZEN 1934].
1979 *Dicarinella concavata* (BROTZEN, 1934). - ATLAS...2: 71-78; Taf. 54; Taf. 55, Fig. 1a-c [Topotypus].
1980 *Marginotruncana concavata* (BROTZEN) „sensu DALBIEZ, 1955". - WONDERS: 123; Taf. 5, Fig. 2a-c.
1984 *Dicarinella concavata* (BROTZEN, 1934). - WEIDICH: 94; Taf. 15, Fig. 10-12.

Tafel 7

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI). - Sierra de la Puerta, sc12, *primitiva*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 10/36.
Fig. 2: *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI). - Sierra de la Puerta, sc12, *primitiva*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 10/35.
Fig. 3: *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI). - Sierra de la Puerta, sc12, *primitiva*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 10/34.
Fig. 4: *Marginotruncana coronata* (BOLLI). - Barranco de Cañada lengua, ec13, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 8/12.
Fig. 5: *Marginotruncana coronata* (BOLLI). - Barranco de Cañada lengua, ec13, *helvetica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 8/13.
Fig. 6: *Marginotruncana coronata* (BOLLI). - Barranco de Cañada lengua, ec13, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 8/14.
Fig. 7: *Marginotruncana marginata* (REUSS). - Barranco de Cañada lengua, ec13, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 8/3.
Fig. 8: *Marginotruncana marginata* (REUSS). - Barranco de Cañada lengua, ec13, *helvetica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 8/2.
Fig. 9: *Marginotruncana marginata* (REUSS). - Barranco de Cañada lengua, ec13, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 8/15.
Fig. 10: *Marginotruncana marianosi* (DOUGLAS). - Barranco de Cañada lengua, ec13, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 10/28.
Fig. 11: *Marginotruncana marianosi* (DOUGLAS). - Barranco de Cañada lengua, ec13, *helvetica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 10/30.
[illegible] *Marginotruncana marianosi* (DOUGLAS). - Barranco de Cañada lengua, ec13, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 10/29.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Beschreibung: *Dicarinella concavata* (BROTZEN) konnte nur in den Schliffen der Profile der Intermediären Zone nachgewiesen werden. Im Schliff zeigt die Art ein deutlich asymmetrisches Profil.

Vorkommen: Selten im Coniac bis Santon, *concavata*-Zone bis *asymetrica*-Zone.

Dicarinella hagni (SCHEIBNEROVA, 1962)
Taf. 6, Fig. 4-6

1962 *Praeglobotruncana hagni* n. sp. - SCHEIBNEROVA: 219-221 [tschech.], 225-226 [engl.]; Abb. 6a-c [Holotypus].
1966 *Praeglobotruncana hagni* SCHEIBNEROVA. - CARON: 76; Taf. 2, Fig. 6a-c.
1979 *Dicarinella hagni* (SCHEIBNEROVA, 1962). - ATLAS...2: 79-86; Taf. 56-57.
1982 *Praeglobotruncana hagni* SCHEIBNEROVA 1962. - WEISS: 89-90; Taf. 4, Fig. 1-3.
1984 *Dicarinella hagni* (SCHEIBNEROVA, 1962). - WEIDICH: 94-95; Taf. 12, Fig. 11-13, 14, 15, 16-18.
1995 *Dicarinella hagni* (SCHEIBNEROVA, 1962). - KORSITZKE: 154-155; Taf. 9, Fig. 1-6.

Beschreibung: Fünf bis sieben petaloide Kammern mit erhabenen und leicht gebogenen Suturen kennzeichnen die Spiralseite. Die Kammern nehmen nur langsam an Größe zu. Einen leicht gelappten Umriß weist das Gehäuse in seiner äußeren Form auf. Umbilikal sind trapezoedrische und teilweise deutlich hervorgewölbte Kammern zu beobachten, die von radial angeordneten und eingesenkten Suturen getrennt werden. Der Nabelbereich ist mit 1/4 bis 1/3 des größten Gehäusedurchmessers mäßig groß ausgebildet. Die Lateralseite weist ein bikonvexes bis plankonvexes Profil mit zwei deutlich voneinander getrennten Kielen auf.

Bemerkungen: *Dicarinella hagni* (SCHEIBNEROVA) zeigt morphologische Übergänge zu *D. concavata* (BROTZEN), auf die bereits die Erstautorin hingewiesen hat (SCHEIBNEROVA 1962: 226). Im ATLAS...2 (1979: 85) werden die wahrscheinlich synonymen Artnamen *Globotruncana roddai* MARIANOS & ZINGULA und *G. indica* JACOB & SASTRY diskutiert, die auf der großen Variabilität von *D. hagni* (SCHEIBNEROVA) hinsichtlich der Ausbildung des lateralen Profils (flache bis ventral stark aufgeblähte Formen) beruhen.

Vorkommen: Selten bis häufig vom tieferen Obercenoman bis ins Oberturon, untere *cushmani*- bis untere *schneegansi*-Zone.

Dicarinella imbricata (MORNOD, 1950)
Taf. 6, Fig. 7-9; Taf. 16, Fig. 3

1950 *Globotruncana imbricata* n. sp. - MORNOD: 589-590; Fig. 5/IIIa-d [Holotypus], Fig. 5/Iia-c [Paratypus]; Taf. 15, Fig. 21-34 [Dünnschliffe].
1976 *Dicarinella imbricata* (MORNOD) 1949. - CARON: 332-333; Abb. 3a-c [Neotypus]; Taf. 3 [Topotypen].
1979 *Dicarinella imbricata* (MORNOD, 1950). - ATLAS...2: 87-92; Taf. 58, Fig. 1a-c [Topotypus], 2a-c; Taf. 59.
1982 *Praeglobotruncana imbricata* (MORNOD, 1950). - WEISS: 90-91; Taf. 3, Fig. 7-9.
1984 *Dicarinella imbricata* (MORNOD; 1950). - WEIDICH: 95; Taf. 12, Fig. 1-3.

Beschreibung: Auf der Umbilikalseite sind die Kammern trapezoedrisch und manchmal etwas hervorgewölbt. Die Suturen sind eingesenkt und radial angeordnet. Der enge Nabelbereich nimmt etwa 1/4 des größten Gehäusedurchmessers ein. Die Spiralseite weist im letzten Umgang 5 bis 6 blattförmige Kammern auf, deren Größe mäßig zunimmt. Die Suturen sind gebogen und etwas eingesenkt. Der Gehäuseumriß ist mäßig bis deutlich gelappt. Das laterale Profil ist niedrig-trochospiral, konvex-konkav. Es weist zwei engstehende Kiele mit engem, imperforiertem Kielband auf.

Bemerkungen: Die Verbindung engerer Nabel und weiter auseinander liegende Kiele unterscheidet *Dicarinella imbricata* (MORNOD) von *D. hagni* (SCHEIBNEROVA).

Vorkommen: Selten bis häufig vom höheren Obercenoman bis ins Oberturon, fraglich im unteren Coniac, obere *cushmani*-Zone bis *helvetica*-Zone, ?untere *primitiva*-Zone.

Dicarinella primitiva (DALBIEZ, 1955)
Taf. 6, Fig. 10-12; Taf. 16, Fig. 4

1955 *Globotruncana (Globotruncana) ventricosa primitiva* DALBIEZ, new subspecies. - DALBIEZ: 168; Abb. 6 [Holotypus].
1979 *Dicarinella primitiva* (DALBIEZ, 1955). - ATLAS...2: 93-96; Taf. 60, Fig. 1a-c [Lectotypus], 2a-c [Topotypus].
1984 *Dicarinella primitiva* (DALBIEZ, 1955). - WEIDICH: 95-96; Taf. 15, Fig. 1-9.

Tafel 8

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Marginotruncana paraconcavata* PORTHAULT. - Sierra de la Puerta, sc12, *primitiva*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 10/25.
Fig. 2: *Marginotruncana paraconcavata* PORTHAULT. - Sierra de la Puerta, sc12, *primitiva*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 10/26.
Fig. 3: *Marginotruncana paraconcavata* PORTHAULT. - Sierra de la Puerta, sc12, *primitiva*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 10/27.
Fig. 4: *Marginotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO. - Barranco de Cañada lengua, cc13, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 8/4.
Fig. 5: *Marginotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO. - Barranco de Cañada lengua, cc13, *helvetica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 8/6.
Fig. 6: *Marginotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO. - Barranco de Cañada lengua, cc13, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 8/5.
Fig. 7: *Marginotruncana schneegansi* (SIGAL). - Sierra de la Puerta, sc10c, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 10/31.
Fig. 8: *Marginotruncana schneegansi* (SIGAL). - Sierra de la Puerta, sc10c, *helvetica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 10/33.
Fig. 9: *Marginotruncana schneegansi* (SIGAL). - Sierra de la Puerta, sc10c, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 10/32.
Fig. 10: *Marginotruncana renzi* (GANDOLFI). - Sierra de la Puerta, sc10c, *helvetica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 8/20.
Fig. 11: *Marginotruncana renzi* (GANDOLFI). - Sierra de la Puerta, sc10c, *helvetica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 8/19.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

Beschreibung: Im letzten Umgang der Spiralseite sind 4-5 blattförmige Kammern angeordnet, deren Größe schnell zunimmt. Erhabene und leicht gebogenen Suturen trennen die einzelnen Kammern. Der Gehäuseumriß ist deutlich gelappt. Auch die Umbilikalseite weist petaloide Kammern auf, die etwas hervorgewölbt, und um einen mäßig weiten Nabel (¼ bis ⅓ des größten Gehäusedurchmessers) angeordnet sind. Die Kammersuturen sind radial angesetzt, eingesenkt und leicht gebogen. Das laterale Profil ist nahezu plankonvex und es sind 2 engstehende Kiele ausgebildet.

Bemerkungen: Von *Dicarinella concavata* (BROTZEN) abzugrenzen ist *D. primitiva* (DALBIEZ) durch die deutlich weniger geblähten Kammern auf der Umbilikalseite. Darüber hinaus besitzt *D. concavata* (BROTZEN) eine plane Spiralseite.

Vorkommen: Selten im Coniac, *primitiva-* bis untere *concavata*-Zone.

Marginotruncana angusticarinata (GANDOLFI, 1942)
Taf. 7, Fig. 1-3; Taf. 16, Fig. 5

1942 *Globotruncana linnei* (D'ORBIGNY) var. *angusticarenata* [Schreibweise in Abb. 46], bzw. var. *angusticarinata* [Schreibweise S. 127]. - GANDOLFI: 126-127; Abb. 46/3a-c [Holotypus].
1966 *Globotruncana angusticarinata* GANDOLFI. - CARON: 79-80; Taf. 4, Fig. 5.
1967 *Marginotruncana angusticarenata* (GANDOLFI). - PESSAGNO: 300-301; Taf. 65, Fig. 14-19; Taf. 98, Fig. 5, 9-11 [Schliffe].
1970 *Marginotruncana sinuosa* nov. sp. - PORTHAULT: 81-82; Taf. 11, Fig. 11-13 [Holotypus].
1979 *Marginotruncana sinuosa* PORTHAULT, 1970. - ATLAS...2: 147-154; Taf. 74, Fig. 1, 2; Taf. 75, Fig. 1, 2.
1984 *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI, 1942). - WEIDICH: 96; Taf. 16, Fig. 16-18.
1995 *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI, 1942). - KORSITZKE: 159-160; Taf. 17, Fig. 1-12, Taf. 18, Fig. 1-12.

Beschreibung: Die Umbilikalseite zeichnet sich durch erhabene, S- bis undeutlich U-förmige Suturen, engen Nabel (ca. ¼ des Gehäusedurchmessers) und die extraumbilikal-umbilikale Mündung aus. Die Spiralseite wird von 5½ bis 6½ Kammern im letzten Umgang geprägt, deren Suturen schräg gestellt, erhaben und gebogen sind. Die Kammerform ist petaloid bis halbmondförmig. Die Größe der Kammern nimmt nur langsam zu. Die Lateralansicht weist eine niedrig- bis mäßig-trochospirale, symmetrische, leicht bikonvexe Kontur mit zwei sehr engstehenden Kielen auf.

Bemerkungen: *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI) wurde von *M. renzi* (GANDOLFI) durch die stärker hervorgewölbte Spiralseite abgegrenzt.

Vorkommen: Selten bis häufig vom ?obersten Turon, Coniac bis unterem Santon, fraglich im höheren Santon, ?obere *schneegansi*-Zone, *primitiva-* bis *concavata*-Zone, ?untere *asymetrica*-Zone.

Marginotruncana coronata (BOLLI, 1945)
Taf. 7, Fig. 4-6; Taf. 16, Fig. 6

1945 *Globotruncana lapparenti coronata* nom. nov. - BOLLI: 233; Abb. 1/21, 22; Taf. 9, Fig. 14, 15 [Dünnschliffe].
1954 *Globotruncana lapparenti* BROTZEN *coronata* BOLLI, 1944. - HAGN & ZEIL: 43-44; Taf. 3, Fig. 4a-b; Taf. 7, Fig. 1-3 [Dünnschliffe].
1967 *Marginotruncana coronata* (BOLLI). - PESSAGNO: 305-306; Taf. 65, Fig. 11-13; Taf. 100, Fig. 6 [Dünnschliffe].
1979 *Marginotruncana coronata* (BOLLI, 1945). - ATLAS...2: 103-106; Taf. 62.
non 1980 *Marginotruncana coronata* (BOLLI, 1944). - PERYT: 60-61; Taf. 16, Fig. 1-2.
1984 *Marginotruncana coronata* (BOLLI, 1945). - WEIDICH: 97; Taf. 16, Fig. 12-14.

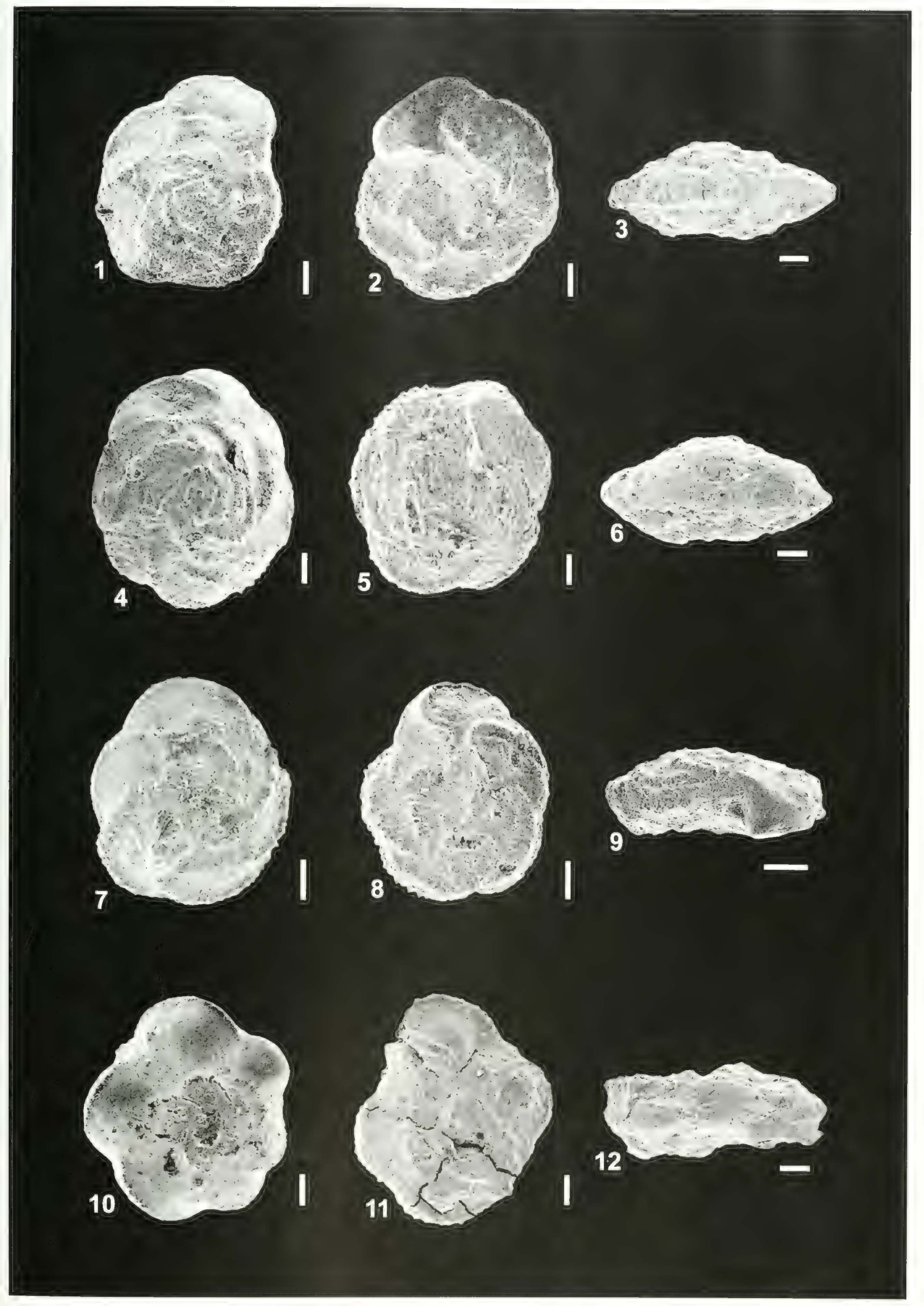
Beschreibung: Die Umbilikalseite zeigt erhabene, U-förmige Suturen, extraumbilikal-umbilikale Primärmündung (oft nicht eindeutig erkennbar) und einen mäßig großen Nabel (ca. ⅓ des Gehäusedurchmessers). Kennzeichen der Spiralseite sind 6-8 (sehr selten 9) petaloide Kammern mit flacher oder leicht konkaver Oberfläche im letzten Umgang, deren Größe nur langsam zunimmt. Der Kammerumriß ist leicht gelappt, die Kammersuturen sind gebogen und erhaben. Die Lateralansicht zeigt ein biplanes bis leicht bikonvexes, niedrig-trochospirales Profil und zwei eng beieinanderliegende Kiele mit einem deutlichen imperforierten Kielband.

Bemerkungen: *Marginotruncana coronata* (BOLLI) ist etwas größer als *M. pseudolinneiana* (PESSAGNO) und erscheint in der Lateralansicht durch die enger zusammenliegenden Kiele bzw. das schmale, imperforierte Kielband gestauchter. Darüber hinaus besitzt sie im Vergleich zu den halbmondförmigen Kammern von *M. pseudolinneiana* (PESSAGNO) deutlich petaloide Kammern. Verwechslungsmöglichkeiten bestehen auch mit *M. tarfayaensis* (LEHMANN). *M. tarfayaensis* (LEHMANN) besitzt jedoch V-förmige Suturen auf der Umbilikalseite und ihre Kiele liegen noch etwas enger beieinander.

Tafel 9

Maßlstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Marginotruncana tarfayensis* (LEHMANN). - Cortijo de Sta. Ines, si2, *asymetrica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 8/10.
Fig. 2: *Marginotruncana tarfayensis* (LEHMANN). - Cortijo de Sta. Ines, si2, *asymetrica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 8/9.
Fig. 3: *Marginotruncana tarfayensis* (LEHMANN). - Cortijo de Sta. Ines, si2, *asymetrica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 8/11.
Fig. 4: *Marginotruncana undulata* (LEHMANN). - Cortijo de Sta. Ines, si2, *asymetrica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 1/23.
Fig. 5: *Marginotruncana undulata* (LEHMANN). - Cortijo de Sta. Ines, si2, *asymetrica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 1/21.
Fig. 6: *Marginotruncana undulata* (LEHMANN). - Cortijo de Sta. Ines, si2, *asymetrica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 10/20.
Fig. 7: *Globotruncana arca* (CUSHMAN). - Cortijo de Sta. Ines, si2, *asymetrica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 10/23.
Fig. 8: *Globotruncana arca* (CUSHMAN). - Cortijo de Sta. Ines, si2, *asymetrica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 10/21.
Fig. 9: *Globotruncana arca* (CUSHMAN). - Cortijo de Sta. Ines, si2, *asymetrica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 10/22.
Fig. 10: *Globotruncana bulloides* VOGLER. - Loma de Planes, lp44, *elevata*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 10/13.
Fig. 11: *Globotruncana bulloides* VOGLER. - Loma de Planes, lp44, *elevata*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 10/15.
Fig. 12: *Globotruncana bulloides* VOGLER. - Loma de Planes, lp44, *elevata*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 10/14.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Vorkommen: Gemein bis häufig vom oberen Turon bis zum oberen Santon, obere *helvetica*-Zone bis *asymetrica*-Zone.

Marginotruncana marginata (REUSS, 1845)
Taf. 7, Fig. 7-9; Taf. 16, Fig. 7

1845 *Rosalina marginata* REUSS. - REUSS: 36; Taf. 8; Fig. 54, 74; Taf. 13, Fig. 68.
1954 *Globotruncana marginata* (REUSS) 1845. - HAGN & ZEIL: 46-47; Taf. 2, Fig. 4; Taf. 7, Fig. 5-6.
1962 *Globotruncana marginata* (REUSS) 1845. - HERM: 85-86; Taf. 5, Fig. 5.
1967 *Marginotruncana marginata* (REUSS). - PESSAGNO: 307-310; Taf. 54, Fig. 7-12, 16-18; Taf. 56, Fig. 10-12; Taf. 99, Fig. 5-7.
1979 *Marginotruncana marginata* (REUSS, 1845). - ATLAS...2: 107-114; Taf. 63, Fig. 1a-c [Topotypus], 2; Taf. 64.

Bemerkungen: Die Art wird im ATLAS...2 (1979: 107-114) ausführlich beschrieben. Sie zeigt große Ähnlichkeiten zu *Globotruncana bulloides* VOGLER, unterscheidet sich von dieser aber vor allem durch die extraumbilikal-umbilikale Primärmündung. Bei schlecht erhaltenem Material ist der Einsatz dieses Unterscheidungskriteriums jedoch mit Schwierigkeiten verbunden. In dieser Arbeit wurden die beiden Arten durch die eher geblähten, statt kugeligen Kammern von *Marginotruncana marginata* (REUSS) unterschieden.

Vorkommen: Selten bis häufig vom Unterturon bis ins untere Campan, *helvetica*- bis untere *elevata*-Zone.

Marginotruncana marianosi (DOUGLAS, 1969)
Taf. 7, Fig. 10-12

1969 *Globotruncana marianosi* DOUGLAS, n. sp. - DOUGLAS: 183-184; Abb. 5a-c [Holotypus]; Taf. 2, Fig. 1a-c [Paratypus].
1979 *Marginotruncana marianosi* (DOUGLAS, 1969). - ATLAS...2: 115-118; Taf. 65, Fig. 1a-c [Topotypus].

Bemerkungen: Die Art wird im ATLAS...2 (1979: 115-118) ausführlich beschrieben.

Vorkommen: Selten bis häufig vom unteren Turon bis oberen Coniac, *helvetica*- bis *asymetrica*-Zone.

Marginotruncana paraconcavata PORTHAULT, 1970
Taf. 8, Fig. 1-3

1970 *Marginotruncana paraconcavata* nov. sp. - PORTHAULT: 77-78; Taf. 10, Fig. 22a, b [Holotypus], 21, 23 [Paratypen].
1979 *Marginotruncana paraconcavata* PORTHAULT, 1979. - ATLAS...2: 119-112; Taf. 66, Fig. 1a-c [Topotypus], 2.

Bemerkungen: *Marginotruncana paraconcavata* PORTHAULT wird im ATLAS...2 (1979: 119-122) ausführlich beschrieben und diskutiert.

Vorkommen: Selten bis gemein vom oberen Turon bis ins Santon, *schneegansi*- bis *asymetrica*-Zone.

Marginotruncana pseudolinneiana PESSAGNO, 1967
Taf. 8, Fig. 4-6; Taf. 16; Fig. 8

1967 *Marginotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO n. sp. - PESSAGNO: 310; Taf. 65, Fig. 24-27 [Holotypus]; Taf. 76, Fig. 1-3 [Paratypus].
1969 *Globotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO. - DOUGLAS: 185; Abb. 6a-c, Taf. 3, Fig. 2-4.
1979 *Marginotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO. - ATLAS...2: 123-128; Taf. 67, Fig. 1a-c [Topotypus], 2: Taf. 68, Fig. 1a-c, 2a-c.

Beschreibung: Siehe Beschreibung von *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY).

Bemerkungen: *Marginotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO und *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY) sind homöomorphe Formen, die sich nur durch die unterschiedlich ausgebildeten Mündungsbereiche unterscheiden, *M. pseudolinneiana* PESSAGNO besitzt eine extraumbilikal-umbilikale Mündung, *G. linneiana* (D'ORBIGNY) eine umbilikale Mündung. Wie bei *Marginotruncana marginata* (REUSS)/*Globotruncana bulloides* VOGLER führt dieses Unterscheidungsmerkmal der unterschiedlichen Mündungen bei schlecht erhaltenem Material zu Schwierigkeiten bei der Bestimmung.

Vorkommen: Gemein bis häufig vom höheren Unterturon bis zum oberen Santon, fraglich im unteren Campan, obere *helvetica*- bis *asymetrica*-Zone, ?untere *eggeri*-Zone.

Tafel 10

Maßstab jeweils 100µm.

Fig. 1: *Globotruncana dupeublei* CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 4/18.

Fig. 2: *Globotruncana dupeublei* CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 4/15.

Fig. 3: *Globotruncana dupeublei* CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 4/20.

Fig. 4: *Globotruncana esnehensis* NAKKADY. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 4/13.

Fig. 5: *Globotruncana esnehensis* NAKKADY. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 10/11.

Fig. 6: *Globotruncana esnehensis* NAKKADY. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 4/17.

Fig. 7: *Globotruncana falsostuarti* SIGAL. - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 7/26.

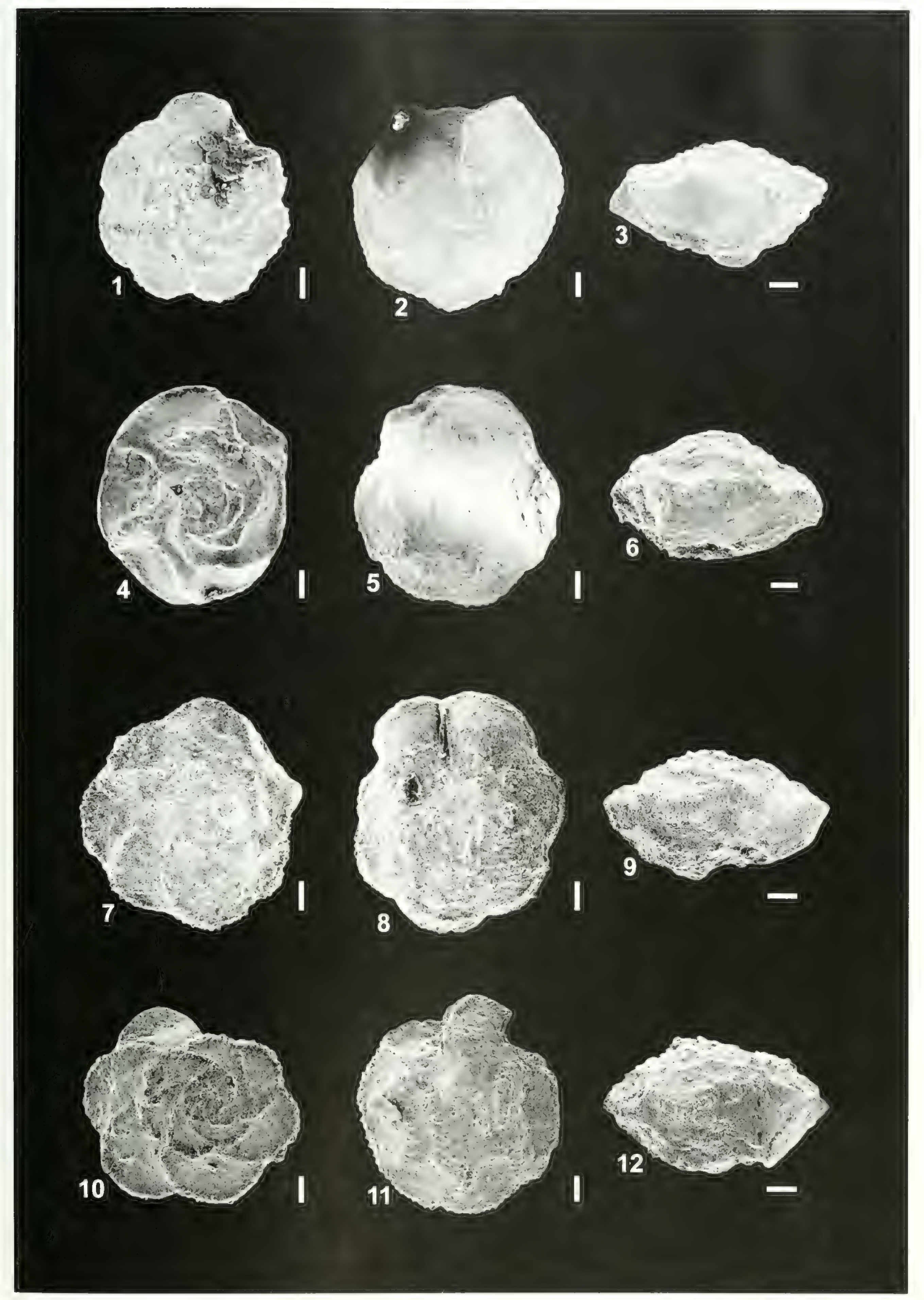
Fig. 8: *Globotruncana falsostuarti* SIGAL. - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 7/23.

Fig. 9: *Globotruncana falsostuarti* SIGAL. - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 7/29.

Fig. 10: *Globotruncana insignis* GANDOLFI. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 10/10.

Fig. 11: *Globotruncana insignis* GANDOLFI. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 10/8.

Fig. 12: *Globotruncana insignis* GANDOLFI. - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 10/9.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Marginotruncana renzi (GANDOLFI, 1942)
Taf. 8, Fig. 10-11

1942 *Globotruncana renzi* n. sp. - GANDOLFI: 124-125; Taf. 3, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 16.
1954 *Globotruncana renzi* THALMANN & GANDOLFI, 1942. - HAGN & ZEIL: 37-39; Taf. 3, Fig. 2; Taf. 6, Fig. 3-4 [Dünnschliffe].
1979 *Marginotruncana renzi* (GANDOLFI, 1942). - ATLAS...2: 129-133; Taf. 69 [Topotypen].

Beschreibung: *Marginotruncana renzi* (GANDOLFI) weist große Ähnlichkeit mit *M. angusticarinata* (GANDOLFI) auf. Die Beschränkung von *M. renzi* (GANDOLFI) auf bikonvexe Formen und eine geringere Höhe des Gehäuses auf der Spiralseite erleichtert jedoch die Abgrenzung.

Bemerkungen: WEIDICH (1984: 101) hält *Marginotruncana renzi* (GANDOLFI) für eine homöomorphe Form von *M. sinuosa* PORTHAULT.

Vorkommen: Selten bis gemein im Turon, *helvetica*- und *schneegansi*-Zone.

Marginotruncana schneegansi (SIGAL, 1952)
Taf. 8, Fig. 7-9

1952 *Globotruncana schneegansi* n. sp. - SIGAL: 33; Abb. 34.
1976 *Globotruncana schneegansi* SIGAL. - CARON: 330-333; Abb. 1; Taf. 1.
1979 *Marginotruncana schneegansi* (SIGAL, 1952). - ATLAS...2: 135-140; Taf. 70, Fig. 1a-c [Neotypus], 2a-c [Topotypus]; Taf. 71.

Bemerkungen: Die Art wird im ATLAS...2 (1979: 135-140) ausführlich beschrieben.

Vorkommen: Selten bis gemein vom oberen Unterturon bis unteren Coniac, fraglich im oberen Coniac, obere *helvetica*- bis *primitiva*-Zone, ?untere *concavata*-Zone.

Marginotruncana tarfayensis (LEHMANN, 1963)
Taf. 9, Fig. 1-3

1963 *Globotruncana tarfayensis* n. sp. - LEHMANN: 146-147; Taf. 5, Fig. 4a-c [Holotypus]; Fig. 2i [Paratypus].
1979 *Marginotruncana tarfayensis* (LEHMANN, 1963). - ATLAS...2: 155-158; Taf. 76 [Topotypen].

Bemerkungen: *Marginotruncana tarfayensis* (LEHMANN) wird im ATLAS...2 (1979: 155-158) ausführlich beschrieben. Charakteristisch sind die V-förmigen Suturen der Umbilikalseite.

Vorkommen: Selten vom höchsten Unterturon bis oberen Santon, obere *helvetica*- bis *asymetrica*-Zone.

Marginotruncana tricarinata (QUEREAU, 1893)
Taf. 16, Fig. 9

1893 *Pulvinulina tricarinata* n. sp. - QUEREAU: 89; Taf. 5, Fig. 3a.
1962 *Globotruncana tricarinata* (QUEREAU) 1893. - HERM: 93-94; Taf. 6, Fig. 4.
1984 *Marginotruncana tricarinata* (QUEREAU), 1893. - WEIDICH: 102; Taf. 16, Fig. 15.

Bemerkungen: *Marginotruncana tricarinata* (QUEREAU) ist durch einen dritten „Kiel" auf der Umbilikalseite, rund um den Nabel, charakterisiert und dadurch auch von der sehr ähnlichen *M. coronata* unterscheidbar. Zusammen mit den ausgestellten Kammerflächen ergibt sich das im Schliff charakteristische Querschnittsbild.

Vorkommen: Obergrenze ist die *asymetrica*-Zone, sehr selten im Subbetikum; in den Schliffen aus den Kalken der Intermediären Zone häufiger anzutreffen.

Marginotruncana undulata (LEHMANN, 1963)
Taf. 9, Fig. 4-6.

1963 *Globotruncana undulata* n. sp. - LEHMANN: 148; Fig. 2t, u [Paratypen]; Taf. 9, Fig. 3a-c [Holotypus].
1979 *Marginotruncana undulata* (LEHMANN, 1963). - ATLAS...2: 159-162; Taf. 77.

Beschreibung: Die Spiralseite weißt einen leicht gelappten Umriß auf. Die Kammern haben trapezoedrische Form und zeigen als typisches Charakteristikum eine stark gewellte Oberfläche. Die Kammersuturen sind gerade oder leicht gebogen. Die Größe der Kammern nimmt langsam zu. Kennzeichnend für die Umbilikalseite sind der relativ kleine Nabelbereich, sowie die V-förmigen Suturen. Von der Seite betrachtet ist das Gehäuse hoch-trochospiral, asymmetrisch und bikonvex, oft ist jedoch die konvexe Spiralseite deutlich betont. Es ist nur ein Kiel ausgebildet, in seltenen Fällen konnte eine Pustel-Doppelreihe beobachtet werden.

Vorkommen: Selten bis gemein im Oberturon bis Santon, *schneegansi*- bis *asymetrica*-Zone.

Tafel 11

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 3/14.
Fig. 2: *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 3/15.
Fig. 3: *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 3/16.
Fig. 4: *Globotruncana mariei* BANNER & BLOW. - Cortijo de Sta. Ines, si3a, *eggeri*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 10/5.
Fig. 5: *Globotruncana mariei* BANNER & BLOW. - Cortijo de Sta. Ines, si3a, *eggeri*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 10/7.
Fig. 6: *Globotruncana mariei* BANNER & BLOW. - Cortijo de Sta. Ines, si3a, *eggeri*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 10/6.
Fig. 7: *Globotruncanita elevata* (BROTZEN). - Cortijo de Sta. Ines, si4, *elevata*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 1/18.
Fig. 8: *Globotruncanita elevata* (BROTZEN). - Cortijo de Sta. Ines, si4, *elevata*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 1/14.
Fig. 9: *Globotruncanita elevata* (BROTZEN). - Cortijo de Sta. Ines, si4, *elevata*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 1/16.
Fig. 10: *Globotruncanita stuarti* (DE LAPPARENT). - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 2/24.
Fig. 11: *Globotruncanita stuarti* (DE LAPPARENT). - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 7/25.
Fig. 12: *Globotruncanita stuarti* (DE LAPPARENT). - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 3/12.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Globotruncana arca (CUSHMAN, 1926)
Taf. 9, Fig. 7-9

1926 *Pulvinulina arca* CUSHMAN, n. sp. - CUSHMAN: 23; Taf. 3, Fig. 1a-c.
1946 *Globotruncana arca* (CUSHMAN) CUSHMAN. - CUSHMAN: 150; Taf. 62, Fig. 4 [non Fig. 5, fide HERM 1962].
1962 *Globotruncana arca* (CUSHMAN) 1926. - HERM: 65-66; Taf. 7, Fig. 3.
1983 *Globotruncana arca* (CUSHMAN, 1926). - ROBASZYNSKI et al.: 182-184; Taf. 4, Fig. 1-3.

Beschreibung: Die Art ist bei ROBASZYNSKI et al. (1983) ausführlich beschrieben.

Bemerkungen: Kleine Exemplare sind oft nicht von *Rosita fornicata* (PLUMMER) zu unterscheiden.

Vorkommen: Selten bis häufig vom oberen Santon bis ins obere Maastricht, obere *asymetrica*- bis *fructicosa*-Zone.

Globotruncana bulloides VOGLER, 1941
Taf. 9, Fig. 10-12

1941 *Globotruncana linnei bulloides* nom. nov. - VOGLER: 287; Taf. 33, Fig. 32-39.
1955 *Globotruncana bulloides bulloides* (VOGLER). - GANDOLFI: 32-33; Taf. 1, Fig. 9.
1962 *Globotruncana lapparenti bulloides* VOGLER 1941. - HERM: 84; Taf. 6, Fig. 6.
1967 *Globotruncana bulloides* VOGLER. - PESSAGNO: 324-326; Taf. 64, Fig. 15-17; Taf. 67, Fig. 1-3; Taf. 73, Fig. 9-10; Taf. 75, Fig. 4-8; Taf. 97, Fig. 14-15.
1983 *Globotruncana bulloides* VOGLER, 1941. - ROBASZYNSKI et al.: 186, 300; Taf. 6, Fig. 1-4.

Bemerkungen: Die Art wird von ROBASZYNSKI et al. (1983: 186, 300) ausführlich beschrieben. Unterscheidungsmerkmal zu *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY) sind die gewölbten Kammeroberflächen sowohl der Spiral- als auch der Umbilikalseite.

Vorkommen: Selten bis gemein vom oberen Santon bis ins Campan, obere *asymetrica*- bis *elevata*-Zone.

Globotruncana dupeublei CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS, 1983
Taf. 10, Fig. 1a-c

1983 *Globotruncana dupeublei* n. sp. - CARON et al. in: ROBASZYNSKI et al.: 188-190; Taf. 7, Fig. 1a-c [Holotyp].

Beschreibung: Um den relativ kleinen Nabel (ca. 1/3 des größten Gehäusedurchmessers) sind umbilikal 8-9 trapezförmige bis rechteckige Kammern angeordnet, die durch leicht gebogene Suturen getrennt sind. Spiralseitig weist das Gehäuse einen leicht gelappten Umriß mit petaloiden Kammern und geraden, oder auch leicht gebogenen, erhabenen Suturen auf. Die Kammergröße nimmt langsam zu. Von der Seite betrachtet ist ein symmetrisches bis leicht asymmetrisches (dann Umbilikalseite stärker konvex), niedrig- bis mäßig-trochospirales Profil zu erkennen. An allen Kammern des letzten Umgangs ist ein Kiel entwickelt.

Bemerkungen: Die Art unterscheidet sich von *Globotruncana falsostuarti* SIGAL und *G. orientalis* EL NAGGAR durch den Besitz nur eines Kieles. *G. dupeublei* CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS wurden hier nur Formen mit einem Kiel an allen Kammern zugerechnet. Unterschiede zu *Globotruncana esnehensis* NAKKADY und *G. insignis* GANDOLFI liegen in der höheren Kammeranzahl, der geringeren Zunahme der Kammergröße und der größeren Dimension begründet.

Vorkommen: Selten bis gemein im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Globotruncana esnehensis NAKKADY, 1950
Taf. 10, Fig. 4-6

1950 *Globotruncana arca* (CUSHMAN) var. *esnehensis*. - NAKKADY: 690; Taf. 90, Fig. 23-26.
1983 *Globotruncana esnehensis* NAKKADY, 1950. - ROBASZYNSKI et al.: 192, 301; Taf. 9.

Beschreibung: Die Art wird bei ROBASZYNSKI et al. (1983: 192, 301) ausführlich beschrieben.

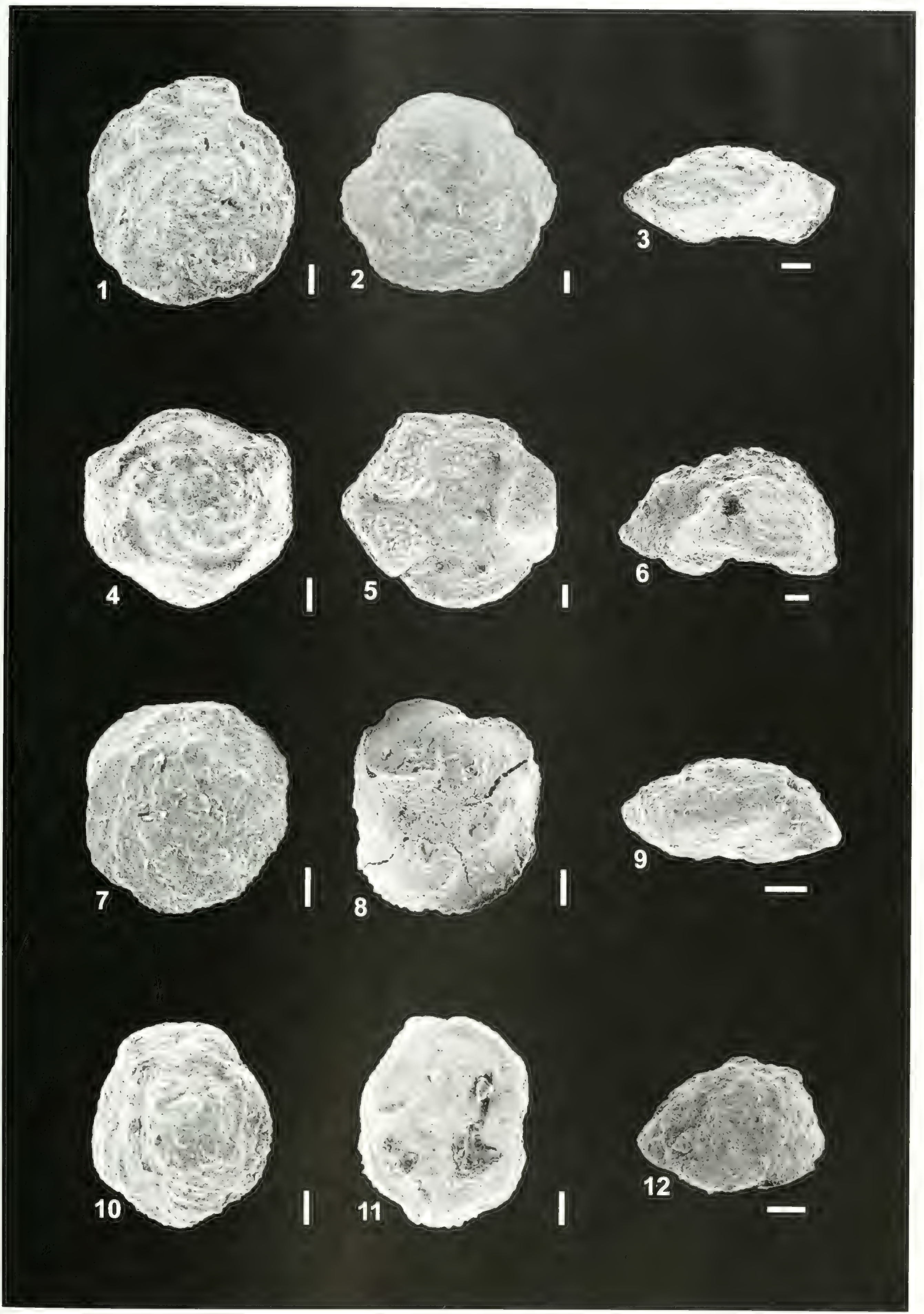
Bemerkungen: Im Unterschied zu *Globotruncana dupeublei* CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS besitzt *G. esnehensis* NAKKADY weniger Kammern im letzten Umgang. Von *G. insignis* GANDOLFI ist sie durch die stärker konvex ausgebildete Spiralseite zu unterscheiden.

Vorkommen: Selten bis häufig im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Tafel 12

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Globotruncanita stuartiformis* (DALBIEZ). - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 7/21.
Fig. 2: *Globotruncanita stuartiformis* (DALBIEZ). - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 3/19.
Fig. 3: *Globotruncanita stuartiformis* (DALBIEZ). - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 7/22.
Fig. 4: *Rosita contusa* (CUSHMAN). - Barranco del Gredero, hn8, *contusa*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 3/7.
Fig. 5: *Rosita contusa* (CUSHMAN). - Barranco del Gredero, hn8, *contusa*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 2/15.
Fig. 6: *Rosita contusa* (CUSHMAN). - Barranco del Gredero, hn8, *contusa*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 7/16.
Fig. 7: *Rosita fornicata* (PLUMMER). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 8/16.
Fig. 8: *Rosita fornicata* (PLUMMER). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 8/17.
Fig. 9: *Rosita fornicata* (PLUMMER). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 8/18.
Fig. 10: *Rosita patelliformis* (GANDOLFI). - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 3/8.
Fig. 11: *Rosita patelliformis* (GANDOLFI). - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 3/9.
Fig. 12: *Rosita patelliformis* (GANDOLFI). - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 3/10.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Globotruncana falsostuarti SIGAL, 1952
Taf. 10, Fig. 7-9

1952 *Globotruncana falsostuarti* n. sp. - SIGAL: 43; Fig. 46.
1983 *Globotruncana falsostuarti* SIGAL, 1952. - ROBASZYNSKI et al: 194; Taf. 10; Fig. 1a-c [Holotyp], 2, 3 [Hypotypen].

Beschreibung: Die Umbilikalseite weist 7-8 trapezoedrische Kammern mit geraden bis leicht gebogenen Suturen auf. An allen Kammern sind adumbilikale, tangentiale Leisten ausgebildet. Der Nabelbereich nimmt 33-50% des größten Gehäusedurchmessers ein. Die Spiralseite zeigt einen gelappten Umriß, petaloide Kammern (mit langsamer Größenzunahme) mit ebenfalls geraden bis leicht gebogenen Suturen, die erhaben und gekörnelt sind und die Spiralsutur unter spitzem Winkel treffen. Von der Seite betrachtet weist das Gehäuse ein asymmetrisches Profil mit wechselnder Betonung von Spiral- und Umbilikalseite auf. Es sind zwei Kiele ausgebildet, wobei der Umbilikalkiel undeutlicher entwickelt sein kann. Das Kielband ist zum Nabel hin geneigt.

Bemerkungen: *Globotruncana falsostuarti* SIGAL wurden die Übergangsformen zwischen *G. falsostuarti* SIGAL und *G. dupeublei* CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS, die sich durch einen nicht vollständig an allen Kammern ausgebildeten Umbilikalkiel auszeichnen, zugeordnet.

Vorkommen: Gemein bis häufig im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Globotruncana insignis GANDOLFI, 1955
Taf. 10, Fig. 10-12

1955 *Globotruncana (Globotruncana) rosetta* (CARSEY) subsp. *insignis* GANDOLFI, 1955. - GANDOLFI: 67; Taf. 6, Fig. 2a-c.
1983 *Globotruncana insignis* GANDOLFI, 1955. - ROBASZYNSKI et al.: 196-198; Taf. 11; Taf. 12.

Beschreibung: Die Umbilikalseite läßt meist 5-7 trapezoedrische Kammern mit glatter Oberfläche erkennen. Die Suturen sind gerade bis gebogen und meist eingesenkt. Adumbilikale Leisten (tangential angeordnet) sind an allen Kammern ausgebildet. Der Nabelbereich ist mit 1/4 bis 1/3 des Gehäusedurchmessers relativ klein. Ein gelappter Gehäuseumriß, nierenförmige Kammern mit glatter Oberfläche und meist gebogene, erhabene und gekörnelte Suturen kennzeichnen die Spiralseite. Die Größe der Kammern nimmt nur langsam zu. Von der Seite gesehen ist das Gehäuse niedrig-trochospiral mit asymmetrischem Profil, wobei die Umbilikalseite deutlich stärker konvex ausgebildet ist. Charakteristisches Merkmal ist der Besitz nur eines Kieles.

Bemerkungen: Von *Globotruncana esnehensis* NAKKADY kann *G. insignis* GANDOLFI durch ein stärker asymmetrisches Profil, mit der Betonung der Umbililkalseite, unterschieden werden. Von *G. dupeublei* CARON, GONZALEZ DONOSO, ROBASZYNSKI & WONDERS unterscheidet sie sich vor allem durch die geringere Kammeranzahl im letzten Umgang und die im allgemeinen geringere Größe des Gehäuses. Im Gegensatz zu *Globotruncanita elevata* (BROTZEN) besitzt *Globotruncana insignis* GANDOLFI keinen zentralen Kernbereich auf der Spiralseite.

Vorkommen: Selten bis häufig im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Globotruncana linneiana (D'ORBIGNY, 1839)
Taf. 11, Fig. 1-3

1839 *Rosalina linneiana* D'ORBIGNY 1839. - D'ORBIGNY: 110; Taf. 5, Fig. 10-12 [fide ELLIS & MESSINA (ed.): Catalogue of Foraminifera].
1955 *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY, 1839). - BRÖNNIMANN & BROWN: 540-542; Taf. 20, Fig. 13-17, Taf. 21, Fig. 16-18.
1962 *Globotruncana lapparenti lapparenti* BROTZEN 1936. - HERM: 82-84; Taf. 6, Fig. 2.
1967 *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY). - PESSAGNO: 346-349; Taf. 72, Fig. 1-4, 7-9; Taf. 97, Fig. 11-13.
1983 *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY, 1839). - ROBASZYNSKI et al.: 200-203; Taf. 13; Taf. 14.
1984 *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY, 1839). - WEIDICH: 104-105; Taf. 17, Fig. 1-3.

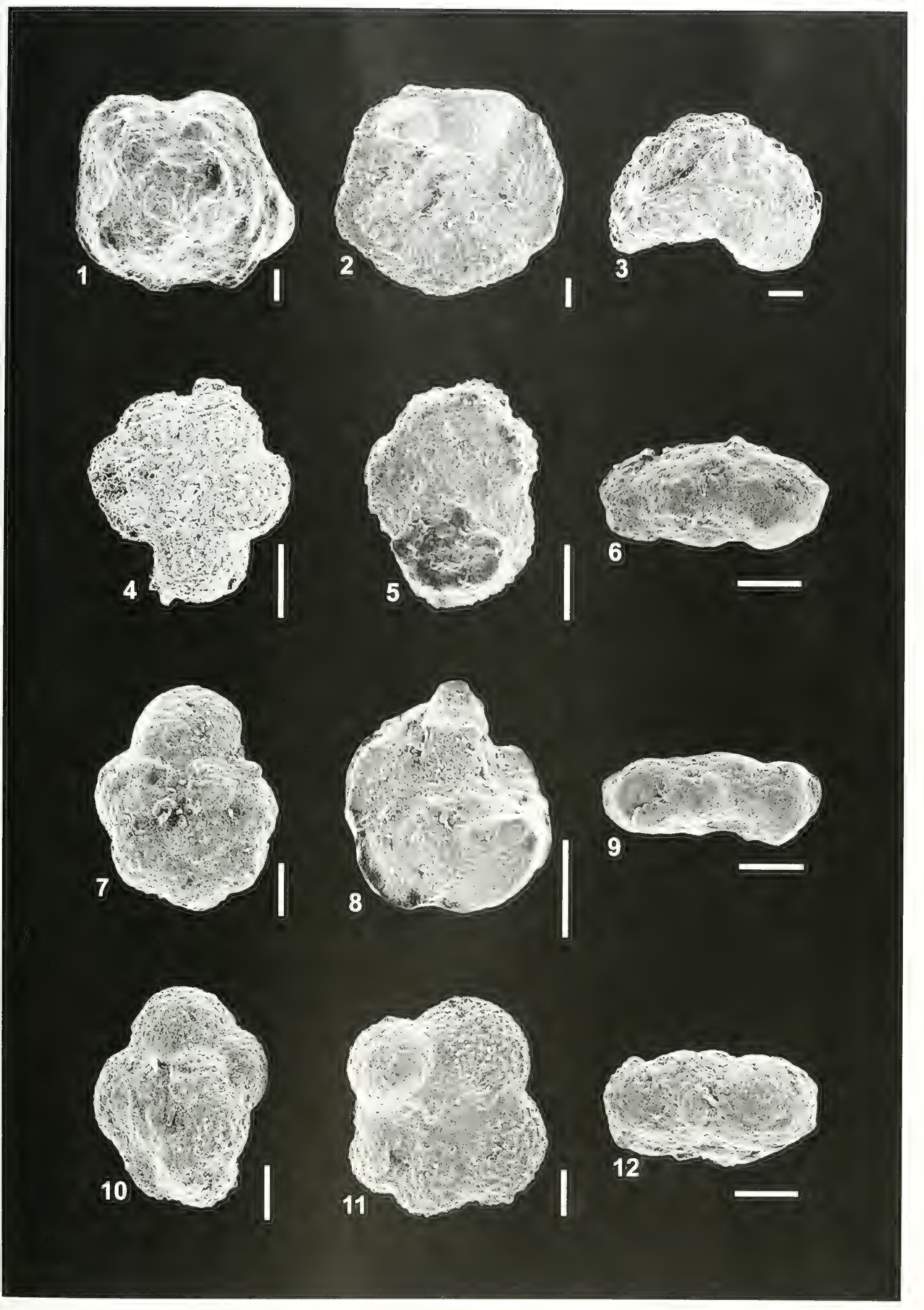
Beschreibung: Auf der Umbilikalseite können trapezoedrische Kammern mit eingesenkten, S-förmigen Suturen beobachtet werden. Der Umbilikus nimmt ca. 1/2 bis 1/3 des Gehäusedurchmessers ein. Adumbilikale Leisten sind an allen Kammern des letzten Umgangs ausgebildet. Der Umriß der Spiralseite ist meist nur schwach gelappt. Die 5 1/2 bis 6 petaloiden Kammern werden von erhabenen, gebogenen Suturen getrennt. Das Profil der Lateralansicht ist sehr niedrig-

---

Tafel 13

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Rosita walfischensis* (TODD). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 7/18.
Fig. 2: *Rosita walfischensis* (TODD). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 7/19.
Fig. 3: *Rosita walfischensis* (TODD). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 7/17.
Fig. 4: *Archaeoglobigerina blowi* PESSAGNO. - Cortijo de Sta. Ines, si6, *elevata*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 9/13.
Fig. 5: *Archaeoglobigerina blowi* PESSAGNO. - Cortijo de Sta. Ines, si6, *elevata*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 12/34.
Fig. 6: *Archaeoglobigerina blowi* PESSAGNO. - Cortijo de Sta. Ines, si6, *elevata*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 12/36.
Fig. 7: *Archaeoglobigerina cretacea* (D'ORBIGNY). - Cortijo de Sta. Ines, si5, *elevata*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 12/32.
Fig. 8: *Archaeoglobigerina cretacea* (D'ORBIGNY). - Cortijo de Sta. Ines, si5, *elevata*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 12/33.
Fig. 9: *Archaeoglobigerina cretacea* (D'ORBIGNY). - Cortijo de Sta. Ines, si5, *elevata*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 12/31.
[illegible] - Barranco de Cañada lengua, ec2, *appenninica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 12/23.
[illegible]*gella delrioensis* (CARSEY). - Barranco de Cañada lengua, ec2, *appenninica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 12/21.
[illegible]*gella delrioensis* (CARSEY). - Barranco de Cañada lengua, ec2, *appenninica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 12/22.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

trochospiral und erscheint daher fast rechteckig. An allen Kammern des letzten Umgangs sind zwei deutliche Kiele ausgebildet, zwischen denen sich ein parallel zur Aufwindungsachse ausgerichtetes Kielband befindet.

Bemerkungen: Problematisch bei der Bestimmung dieser Art ist der Bereich des Umbilikus, da die Ausbildung von portici oder tegilla jeweils zur Zugehörigkeit zu verschiedenen Gattungen führt (*Marginotruncana* oder *Globotruncana*), und bei nicht sehr gut erhaltenem Material eine Unterscheidung von *Marginotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO und *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY) nicht möglich ist. Nach ROBASZYNSKI et al. (1983) liegt der Ursprung der Gruppe bei *Marginotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO, deren extraumbilikal-umbilikale Mündung in eine umbilikale Position gewandert ist.

Vorkommen: Gemein bis häufig, vom Campan bis ins mittlere Maastricht, fraglich im oberen Santon, ?obere *asymetrica*-Zone, *eggeri*- bis *contusa*-Zone.

Globotruncana mariei BANNER & BLOW, 1960
Taf. 11, Fig. 4-6

1960 *Globotruncana mariei* nom. nov. - BANNER & BLOW: 8-10.
1983 *Globotruncana mariei* BANNER & BLOW, 1960. - ROBASZYNSKI et al.: 204; Taf. 15.

Beschreibung: Die Spiralseite ist durch 4 bis 5 halbmondförmige Kammern gekennzeichnet, die zuletzt in eine petaloide Form übergehen, und glatte Oberfläche haben. Die Kammern nehmen schnell an Größe zu. Sie werden von gebogenen, erhabenen Suturen getrennt, die die Spiralsutur und unter spitzem Winkel treffen. Der Gehäuseumriß ist leicht gelappt. Die Kammerform der Umbilikalseite ist nierenförmig, die Suturen sind gebogen und meist eingesenkt. Adumbilikale Leisten sind an allen Kammern entwickelt, sie verlaufen schräg. Die Seitenansicht zeigt ein fast symmetrisches, niedrig-trochospirales Profil mit zwei Kielen an allen Kammern. Wenn das Profil nicht symmetrisch ist, ist die Umbilikalseite stärker konvex ausgebildet.

Bemerkungen: Die in ROBASZYNSKI et al. (1983) abgebildete *Globotruncana mariei* BANNER & BLOW, 1960 stimmt nicht mit der in BANNER & BLOW (1960) abgebildeten Form überein. Sie unterscheidet sich von *Globotruncana arca* (CUSHMAN) durch das engere und weniger in Richtung Nabel gekippte Kielband und durch die schnellere Zunahme der Kammergröße. Von *G. rosetta* (CARSEY) unterscheidet sich *G. mariei* BANNER & BLOW durch die Ausbildung zweier Kiele an allen Kammern.

Vorkommen: Selten vom unteren Campan bis ins mittlere Maastricht, fraglich im oberen Santon, ?obere *asymetrica*-Zone, *eggeri*- bis *contusa*-Zone.

Globotruncanita elevata (BROTZEN, 1934)
Taf. 11, Fig. 7-9

1934 *Rotalia elevata* n. sp. - BROTZEN: 66; Taf. 3, Fig. c.
1967 *Globotruncana elevata* (BROTZEN). - PESSAGNO: 336-338; Taf. 78, Fig. 12-14; Taf. 80, Fig. 1-2, 3-6 [Ubergangsformen zu *G. stuartiformis*]; Taf. 81, Fig. 9-14; Taf. 93, Fig. 1-5, 8; Abb. 44.
1969 *Globotruncana elevata* (BROTZEN). - DOUGLAS: 179; Taf. 1, Fig. 1.
1980 *Globotruncanita elevata* (BROTZEN, 1934). - PERYT: 83-84, Taf. 20, Fig. 2-4.
1983 *Globotruncanita elevata* (BROTZEN, 1934). - ROBASZYNSKI et al.: 228-230; Taf. 27, Fig. 1-3; Taf. 28, Fig. 1-3.
1984 *Globotruncana elevata* (BROTZEN, 1934). - WEIDICH: 103-104; Taf. 18, Fig. 13-15.
1986 *Globotruncanita elevata* (BROTZEN). - ALMOGI-LABIN et al.: 865; Taf. 7, Fig. 15-18.
1995 *Globotruncana elevata* (BROTZEN, 1934). - KORSITZKE: 174-175; Taf. 23, Fig. 1-5.

Beschreibung: *Globotruncanita elevata* (BROTZEN) weist auf der Spiralseite 6 bis 8 dreieckige bis halbmondförmige, auf der Oberfläche flache und glatte Kammern auf, die langsam an Größe zunehmen. Das Gehäuse zeigt einen leicht gelappten Umriß. Die Suturen sind schräggestellt, leicht gebogen und erhaben. Kennzeichnend für *Gta. elevata* (BROTZEN) ist die Ausbildung eines zentralen „Kerns" auf der Spiralseite. Auf der Umbilikalseite zeigt sie eingesenkte und gebogene Suturen und adumbilikale Leisten an allen Kammern. Der Nabelbereich nimmt mit 1/3 bis 1/2 des größten Gehäusedurchmessers viel Raum ein. Die Lateralansicht zeigt ein deutlich asymmetrisches Profil mit flacher bis leicht konkaver Spiralseite und stark herausgewölbtem Umbilikalbereich. Meist ist nur ein Kiel ausgebildet (siehe Bemerkungen).

Tafel 14

Maßstab jeweils 100 µm.

Fig. 1: *Hedbergella holmdelensis* OLSSON. - Barranco de Cañada lengua, cc2, *appenninica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 9/4.
Fig. 2: *Hedbergella holmdelensis* OLSSON. - Barranco de Cañada lengua, cc2, *appenninica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 9/11.
Fig. 3: *Hedbergella holmdelensis* OLSSON. - Barranco de Cañada lengua, cc2, *appenninica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 9/7.
Fig. 4: *Hedbergella monmouthensis* (OLSSON). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 9/12.
Fig. 5: *Hedbergella monmouthensis* (OLSSON). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 9/14.
Fig. 6: *Hedbergella monmouthensis* (OLSSON). - Barranco del Gredero, hn11, *fructicosa*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 9/15.
Fig. 7: *Hedbergella planispira* (TAPPAN). - Barranco de Cañada lengua, cc1, *appenninica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 12/25.
Fig. 8: *Hedbergella planispira* (TAPPAN). - Barranco de Cañada lengua, cc1, *appenninica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 12/26.
Fig. 9: *Hedbergella planispira* (TAPPAN). - Barranco de Cañada lengua, cc1, *appenninica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 12/24.
Fig. 10: *Hedbergella simplex* (MORROW). - Barranco de Cañada lengua, cc1, *appenninica*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 12/28.
Fig. 11: *Hedbergella simplex* (MORROW). - Barranco de Cañada lengua, cc1, *appenninica*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 12/29.
Fig. 12: *Hedbergella simplex* (MORROW). - Barranco de Cañada lengua, cc1, *appenninica*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 12/27.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

Bemerkungen: *Globotruncanita elevata* (BROTZEN) ist von *Globotruncanita stuartiformis* (DALBIEZ) durch den stumpferen peripheren Winkel von fast 90° und die Ausbildung eines zentralen Kerns („central cone") auf der Spiralseite zu unterscheiden. Zwischen *Gta. elevata* (BROTZEN) und *Dicarinella asymetrica* (SIGAL) existieren Übergangsformen durch Reduktion des Umbilikalkieles im letzten Umgang. Zu *Gta. elevata* (BROTZEN) wurden alle Individuen gestellt, die nicht an allen Kammern des letzten Umgangs zwei Kiele aufweisen.

Vorkommen: Gemein bis häufig im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Globotruncanita stuarti (DE LAPPARENT, 1918)
Taf. 11, Fig. 10-12

1918 *Rosalina stuarti* DE LAPPARENT. - DE LAPPARENT: 11; Taf. 4, untere drei Figuren.
1945 *Globotruncana stuarti* (DE LAPPARENT). - BOLLI: 236; Taf. 19, Fig. 18, 27.
1983 *Globotruncanita stuarti* (DE LAPPARENT, 1918). - ROBASZYNSKI et al.: 234; Taf. 30, Fig. 1-3.

Beschreibung: Die Spiralseite läßt einen runden bis leicht polygonalen Umriß erkennen. Sieben bis acht rechteckige Kammern (langsam an Größe zunehmend), gerade, erhabene und gekörnelte Suturen, die die Spiralsutur unter rechtem Winkel berühren sind weitere wichtige Kennzeichen der Spiralseite. Die Kammern der Umbilikalseite sind trapezoedrisch, sie werden durch gerade, leicht eingesenkte Suturen begrenzt. An allen Kammern sind adumbilikale Leisten ausgebildet. Der Nabel nimmt bis zu 50% des Gehäusedurchmessers ein. Die Seitenansicht zeigt ein symmetrisches bis leicht asymmetrisches (dann Betonung der Umbilikalseite), mäßig-hochtrochospirales Profil mit einem deutlichen Kiel an allen Kammern.

Bemerkungen: Die Art ist von *Globotruncanita stuartiformis* (DALBIEZ) durch die viereckige Form der Kammern auf der Spiralseite gut zu unterscheiden. Von *Globotruncana falsostuarti* SIGAL unterscheidet sie sich durch die Ausbildung nur eines Kieles.

Vorkommen: Selten bis häufig im Campan bis Maastricht, *eggeri*- bis *fructicosa*-Zone.

Globotruncanita stuartiformis (DALBIEZ, 1955)
Taf. 12, Fig. 1a-c

1955 *Globotruncana (Globotruncana) elevata* BROTZEN, subsp. *stuartiformis* DALBIEZ, 1955. - DALBIEZ: 169; Taf. 10, Fig. a-c.
1983 *Globotruncanita stuartiformis* (DALBIEZ, 1955). - ROBASZYNSKI et al.: 238; Taf. 32, Fig. 1, 3,4 [Holotypen], 2 [Paratyp].

Beschreibung: Charakteristikum der Spiralseite sind 6 bis 7 triangulare Kammern mit geraden, erhabenen und gekörnelten Suturen, die die Spiralsutur unter sehr spitzem Winkel berühren. Der Umriß des Gehäuses ist gerundet. Die Kammern der Umbilikalseite weisen subtrapezoedrische Form auf. Sie werden durch eingesenkte, gebogene Suturen getrennt. An allen Kammern sind schräge adumbilikale Leisten ausgebildet. Der Nabelbereich ist mit 1/3 des Gehäusedurchmessers relativ klein. In der Lateralansicht läßt das Gehäuse ein meist symmetrisches, mäßig-hochtrochospirales Profil mit einem peripheren Kiel erkennen.

Bemerkungen: *Globotruncanita stuartiformis* (DALBIEZ) ist von *Gta. stuarti* (DE LAPPARENT) durch die triangularen Kammern auf der Spiralseite und den sehr spitzen Winkel, den Kammersuturen und Spiralsutur bilden, gut zu unterscheiden. Von *Gta. elevata* (BROTZEN) unterscheidet sie ebenfalls die triangulare Kammerform und ein eher symmetrisches Profil.

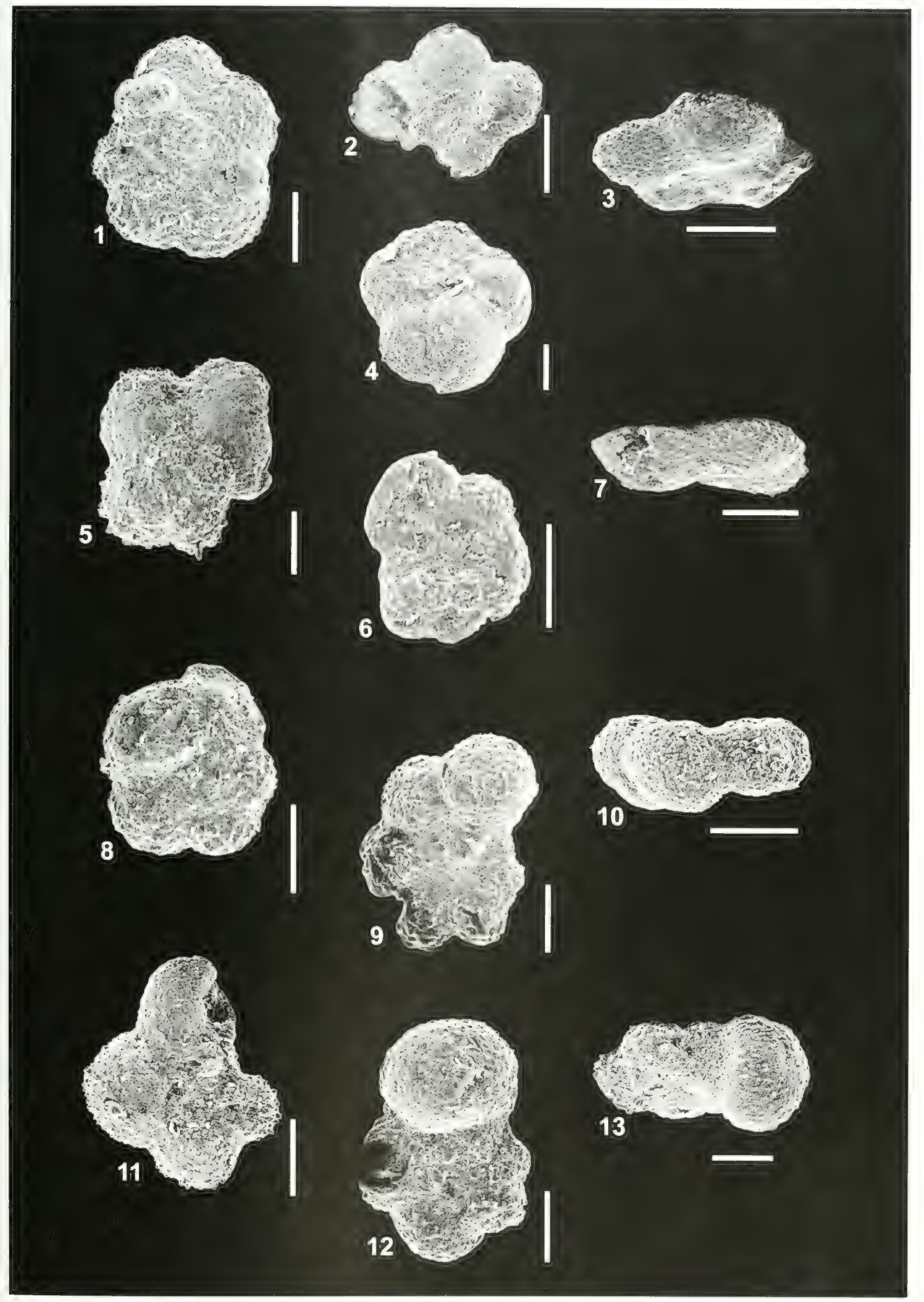
Rosita contusa (CUSHMAN, 1926)
Taf. 12, Fig. 4-6

1926 *Pulvinulina arca* CUSHMAN var. *contusa* CUSHMAN. - CUSHMAN: 23.
1946 *Globotruncana arca* (CUSHMAN) var. *contusa* (CUSHMAN). - CUSHMAN: 150; Taf. 62, Fig. 6a-c.
1948 *Globotruncana contusa* (CUSHMAN). - CITA: 8; Taf. 3, Fig. 6a-c.
1955 *Globotruncana contusa contusa* (CUSHMAN). - GANDOLFI: 53; Taf. 4, Fig. 3a-c.
1955 *Globotruncana contusa patelliformis* GANDOLFI. - GANDOLFI: 54; Taf. 4, Fig. 2a-c.
1956 *Marginotruncana contusa* (CUSHMAN). - HOFKER: 53; Abb. 9.
1957 *Globotruncana (Globotruncana) contusa* (CUSHMAN). - EDGELL: 111-112; Taf. 2, Fig. 10-12; Taf. 3, Fig. 7-9; Taf. 4, Fig. 1-3.
1957 *Globotruncana contusa* (CUSHMAN). - SACAL & DEBOURLE: 59; Taf. 28, Fig. 11-13.
1961 *Globotruncana contusa* cf. *patelliformis* GANDOLFI. - CORMINBOEUF: 122; Taf. 1, Fig. 1a-c.

Tafel 15

Maßstab jweils 100 µm.

Fig. 1: *Globotruncanella havanensis* (VOORWIJK). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 9/9.
Fig. 2: *Globotruncanella havanensis* (VOORWIJK). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 12/1.
Fig. 3: *Globotruncanella havanensis* (VOORWIJK). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 12/2.
Fig. 4: *Globotruncanella havanensis* (VOORWIJK). - Barranco del Gredero, hn7, *contusa*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 12/9.
Fig. 5: *Globotruncanella pschadae* (KELLER). - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 12/5.
Fig. 6: *Globotruncanella pschadae* (KELLER). - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 12/4.
Fig. 7: *Globotruncanella pschadae* (KELLER). - Barranco del Gredero, hn2, *falsostuarti*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 12/6.
Fig. 8: *Rugoglobigerina hexacamerata* BRONNIMANN. - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 7/37.
Fig. 9: *Rugoglobigerina hexacamerata* BRONNIMANN. - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 7/33.
Fig. 10: *Rugoglobigerina hexacamerata* BRONNIMANN. - Barranco del Gredero, hn1, *falsostuarti*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 7/39.
Fig. 11: *Rugoglobigerina macrocephala* BRONNIMANN. - Barranco del Gredero, hn5, *falsostuarti*-Zone; Spiralansicht; BSP 1998 V 7/31.
Fig. 12: *Rugoglobigerina macrocephala* BRONNIMANN. - Barranco del Gredero, hn5, *falsostuarti*-Zone; Umbilikalansicht; BSP 1998 V 7/32.
Fig. 13: *Rugoglobigerina macrocephala* BRONNIMANN. - Barranco del Gredero, hn5, *falsostuarti*-Zone; Lateralansicht; BSP 1998 V 7/34.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

1962 *Globotruncana contusa contusa* (CUSHMAN). - HERM: 72, Taf. 1, Fig. 4a, c; Taf. 9 (partim).
1962 *Globotruncana contusa galeoidis* HERM. - HERM: 74-75; Taf. 1, Fig. 3, 4b.
1962 *Globotruncana (Globotruncana) contusa* (CUSHMAN). - BERGGREN: 51-54, Taf. 9, Fig. 3a-4b.
1963 *Globotruncana contusa* (CUSHMAN). - BRONNIMANN & RIGASSI: Taf. 16, Fig. 2a-c.
1967 *Globotruncana contusa* (CUSHMAN). - PESSAGNO: 330-333; Taf. 75, Fig. 18-20, Taf. 77, Fig. 1-9; Taf. 78, Fig. 6-11; Taf. 92, Fig. 10-12, Taf. 96, Fig. 11, 13-16.
1983 *Rosita contusa* (CUSHMAN, 1926). - ROBASZYNSKI et al.: 246-247; Taf. 36, Fig. 1a-c, Taf. 37, Fig. 1a-c, 2a-c, 3a-c.

Bemerkungen: Die Art wird von HERM (1962: 74-75) und von ROBASZYNSKI et al. (1983: 246-248; Taf. 36, Taf. 37) ausführlich beschrieben. Charakteristisch für diese Art ist ihre Größe, die im Bereich von 1,5 mm liegen kann und sie damit von allen anderen Arten der Gattung *Rosita* unterscheidet.

Vorkommen: Gemein bis häufig im höheren Maastricht, *contusa*- bis *fructicosa*-Zone.

Rosita fornicata (PLUMMER, 1931)
Taf. 12, Fig. 7-9

1931 *Globotruncana fornicata* n. sp. - PLUMMER: 198-199; Taf. 13, Fig. 4-6 [Holotypus].
1962 *Globotruncana fornicata* PLUMMER 1931. - HERM: 78-79; Taf. 7, Fig. 2.
1983 *Rosita fornicata* (PLUMMER, 1931). - ROBASZYNSKI et al.: 250, 301; Taf. 38.

Beschreibung: Auf der Spiralseite ist ein leicht gelappter Umriß zu beobachten, der bei Formen mit nur 4 Kammern im letzten Umgang insgesamt rechteckige Form aufweisen kann. Der letzte Umgang besitzt 4 bis 5 Kammern mit halbmondförmigem Aussehen, die stark in Spiralrichtung ausgezogen sind. Ihre Größe nimmt schnell zu. Nierenförmiges Aussehen der Kammern kennzeichnet die Umbilikalseite. Sie werden durch gebogene, eingesenkte Suturen, die oft von Pusteln bedeckt sind, voneinander getrennt. Adumbilikale Leisten, die schräg angeordnet sind, sind an allen Kammern des letzten Umgangs ausgebildet. Der große Nabelbereich nimmt $^{1}/_{3}$ bis $^{1}/_{2}$ des größten Gehäusedurchmessers ein. Kennzeichnend für die Seitenansicht ist das asymmetrische Profil mit deutlicher Betonung der konvexen Spiralseite. An allen Kammern sind zwei mehr oder weniger eng zusammenstehende Kiele entwickelt. Das Kielband ist immer zum Umbilikus hin geneigt.

Bemerkungen: Juvenile Formen können leicht mit *Globotruncana arca* (CUSHMAN) verwechselt werden.

Vorkommen: Selten bis gemein im mittleren Campan bis Maastricht, *elevata*- bis *fructicosa*-Zone.

Rosita patelliformis (GANDOLFI, 1955)
Taf. 12, Fig. 10-12

1955 *Globotruncana (Globotruncana) contusa* (CUSHMAN) n. subsp. *patelliformis*. - GANDOLFI: 54; Taf. 4, Fig. 2a-c.
1983 *Rosita patelliformis* (GANDOLFI, 1955). - ROBASZYNSKI et al: 252; Taf. 39

Bemerkungen: Die Art wird von ROBASZYNSKI et al. (1983: 252; Taf. 39) ausführlich beschrieben. *Rosita patelliformis* (GANDOLFI) unterscheidet sich von *Ros. contusa* (PLUMMER) durch die geringere Größe und die niedrigere Höhe der Spiralseite, von *Ros. fornicata* (PLUMMER) durch die höhere Spirale mit flacher Umbilikalseite und das daraus resultierende stärker asymmetrische Profil.

Vorkommen: Selten bis gemein im Campan und Maastricht, *eggeri*- bis *fructicosa*-Zone.

Rosita walfischensis (TODD, 1970)
Taf. 13, Fig. 1-3.

1970 *Globotruncana walfischensis* n. sp. - TODD: 153; Taf. 5, Fig. 8a-b.
1983 *Rosita walfischensis* (TODD, 1970). - ROBASZYNSKI et al.: 258; Taf. 42, Fig. 1-4.

Beschreibung: Die letzte Windung besteht aus 4 bis 5 Kammern. Auf der Spiralseite haben die Kammern halbmondförmige Gestalt, die Kammersuturen verlaufen leicht gebogen und sind eingesenkt. Die Größe der Kammern nimmt langsam zu. Die Kammerform der Umbilikalseite ist nierenförmig, die Kammern sind zum Umbilikus hin abgebogen. Gebogenen Verlauf haben die Kammersuturen. Der Nabelbereich nimmt etwa $^{1}/_{3}$ des größten Gehäusedurchmessers ein. In der Lateralansicht weist das Gehäuse ein hoch-trochospirales, sehr asymmetrisches Profil auf. Es sind zwei Kiele ausgebildet, das Kielband ist sehr stark zum Nabel hin geneigt.

Bemerkungen: Die äußere Form von *Rosita walfischensis* (TODD) mit den zum Nabel abgebogenen Kammern der letzten Windung und dem stark zum Nabel geneigten Kielband unterscheidet diese Art von allen anderen Arten der Gattung *Rosita*.

Vorkommen: Selten bis gemein im mittleren und oberen Maastricht, *contusa*- bis *fructicosa*-Zone.

Archaeoglobigerina blowi PESSAGNO, 1967
Taf. 13, Fig. 4-6

1967 *Archaeoglobigerina blowi* PESSAGNO, new species. - PESSAGNO: 316; Taf. 59, Fig. 1-3, 4, 8-10 [Paratypen], 5-7 [Holotypus]; Taf. 94, Fig. 2-3 [Dünnschliffe].
1979 *Archaeoglobigerina blowi* PESSAGNO, 1967. - ATLAS...2: 169-172; Taf. 79.

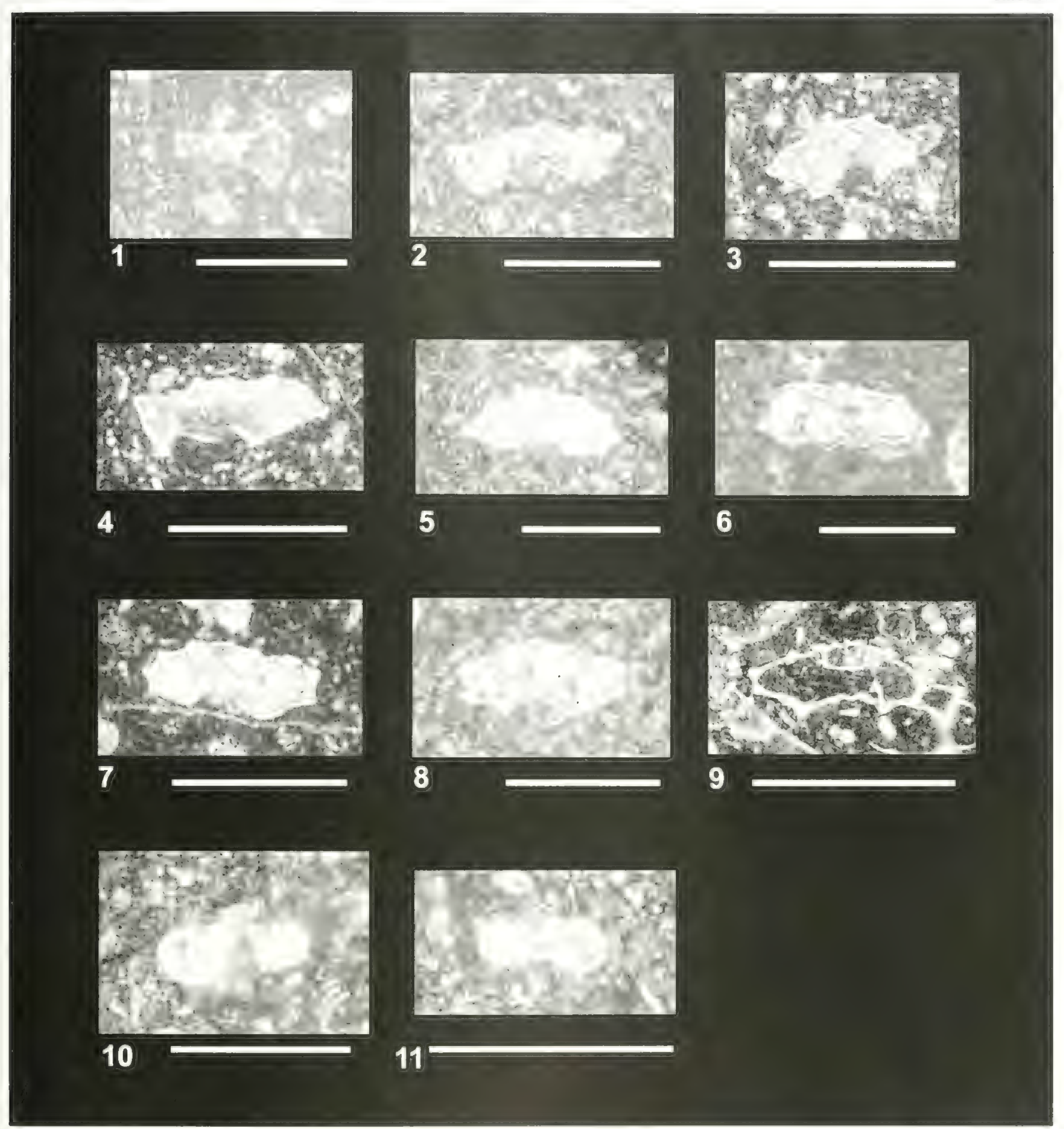
Beschreibung: Ausführliche Beschreibungen dieser Art finden sich beim Erstautor, im ATLAS...2 (1979: 169-172), sowie bei ROBASZYNSKI et al. (1983: 276).

Bemerkungen: Im untersuchten Material war diese Art aufgrund des z. T. schlechten Erhaltungszustandes der kleinen Formen nur selten zu bestimmen.

Vorkommen: Selten vom Coniac bis ins Maastricht, *concavata*- bis *fructicosa*-Zone.

Archaeoglobigerina cretacea (D'ORBIGNY, 1840)
Taf. 13, Fig. 7-9

1840 *Globigerina cretacea* D'ORBIGNY, 1840. - D'ORBIGNY: 34; Taf. 3, Fig. 12-14.
1960 *Globotruncana cretacea* (D'ORBIGNY). - BANNER & BLOW: 8-10; Taf. 7, Fig. 1a-c [Lectotypus].



Tafel 16

Maßstab jeweils 1 mm

Fig. 1: *Dicarinella asymetrica* (SIGAL). - Loma de Planes, lp30, *asymetrica*-Zone; BSP 1998 V 13

Fig. 2: *Dicarinella concavata* (BROTZEN). - Loma de Planes, lp22, *concavata*-Zone; BSP 1998 V 14

Fig. 3: *Dicarinella imbricata* (MORNOD). - Rincon de Cortes, rc9, *helvetica*-Zone; BSP 1998 V 15.

Fig. 4: *Dicarinella primitiva* (DALBIEZ). - Rincon de Cortes, rc13, *primitiva*-Zone; BSP 1998 V 16

Fig. 5: *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI). - Loma de Planes, lp20a, *primitiva*-Zone; BSP 1998 V 17

Fig. 6: *Marginotruncana coronata* (BOLLI). - Loma de Planes, lp30, *asymetrica*-Zone; BSP 1998 V 18.

Fig. 7: *Marginotruncana marginata* (REUSS). - Loma de Planes, lp24, *concavata*-Zone; BSP 1998 V 19

Fig. 8: *Marginotruncana pseudolinneiana* PESSAGNO. - Rincon de Cortes, rc9, *helvetica*-Zone; BSP 1998 V 20

Fig. 9: *Marginotruncana tricarinata* (QUEREAU). - Rincon de Cortes, rc10, *schneegansi*-Zone; BSP 1998 V 21

Fig. 10: *Praeglobotruncana helvetica* (BOLLI). - Loma de Planes, lp10, *helvetica*-Zone; BSP 1998 V 22

Fig. 11: *Hedbergella* sp. - Loma de Planes, lp10, *helvetica*-Zone; BSP 1998 V 23

1967 *Archaeoglobigerina cretacea* (D'ORBIGNY). - PESSAGNO: 317-318; Taf. 70, Fig. 3-8; Taf. 94, Fig. 4-5 [Dünnschliffe].
1979 *Archaeoglobigerina cretacea* (D'ORBIGNY, 1840). - ATLAS...2: 173-176; Taf. 80.

Bemerkungen: Unterscheidbar von *Archaeoglobigerina blowi* PESSAGNO ist *A. cretacea* (D'ORBIGNY) durch die größere Kammeranzahl im letzten Umgang und die meist deutlicher ausgeprägten Kiele. WEIDICH (1984: 106) und andere Autoren (z. B. ATLAS...1, 1979: Tab. 3) messen *A. cretacea* (D'ORBIGNY) insofern stratigraphischen Wert zu, als sie nicht vor dem Coniac auftreten soll. Auch in meinen Proben trat sie nicht vor dem Coniac auf.

Vorkommen: Selten bis gemein vom mittleren Coniac bis ins untere Maastricht, *concavata*- bis *falsostuarti*-Zone.

Rugoglobigerina hexacamerata BRONNIMANN, 1952
Taf. 15, Fig. 8-10

1952 *Rugoglobigerina hexacamerata* n. sp. n. subsp. - BRONNIMANN: 23-25; Taf. 2, Fig. 8a-m, 10-12.
1955 *Globotruncana (Rugoglobigerina) hexacamerata subhexacamerata* (BRONNIMANN). - GANDOLFI: 33-34; Taf. 1, Fig. 12.
1962 *Rugoglobigerina hexacamerata* BRONNIMANN, 1952. - HERM: 57; Taf. 4, Fig. 5.
1967 *Rugoglobigerina hexacamerata* BRONNIMANN. - PESSAGNO: 364-365; Taf. 74, Fig. 4; Taf. 91, Fig. 5-7.

Beschreibung: Sechs kugelförmige Kammern auf der Spiralseite, langsam an Größe zunehmend, kennzeichnen den letzten Umgang. Die Suturen verlaufen radial und sind eingesenkt. Costae, in Reihen angeordnete Pusteln, sind bezeichnend für die ganze Gattung *Rugoglobigerina* BRONNIMANN, 1952. Der Gehäuseumriß ist deutlich gelappt. Die Kammerform der Umbilikalseite ist ebenfalls kugelförmig, mit eingesenkten, radial verlaufenden Kammersuturen. Ein kleiner Nabel (ca. 1/4 des Gehäusedurchmessers) ist als zusätzliches Merkmal des Umbilikalbereiches zu nennen. Lateral ist das Gehäuseprofil sehr niedrig trochospiral. Mehr oder weniger deutlich ausgeprägt sind zwei eng beieinander liegende Pustelreihen.

Vorkommen: Gemein im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Rugoglobigerina macrocephala BRÖNNIMANN, 1952
Taf. 15, Fig. 11-13

1952 *Rugoglobigerina (Rugoglobigerina) macrocephala macrocephala*. - BRONNIMANN: 25; Taf. 2, Fig. 1-3.
1983 *Rugoglobigerina macrocephala* BRONNIMANN, 1952. - ROBASZYNSKI et al: 284; Taf. 49, 7a-c.

Beschreibung: Auf der Spiralseite zeigt sich ein gelappter Umriß. Die kugeligen Kammern werden durch radial angeordnete und eingesenkte Suturen getrennt. Die Umbilikalseite weist 3-4 kugelige Kammern auf. Die Suturen sind radial angeordnet und eingesenkt. Das Gehäuse besitzt einen kleinen Nabel (ca. 1/4 des größten Gehäusedurchmessers. Von der Seite betrachtet erscheint das Gehäuse niedrig-trochospiral mit einem bikonvexen Profil.

Vorkommen: Selten bis gemein im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Globotruncanella havanensis (VOORWIJK, 1937)
Taf. 15, Fig. 1-4

1937 *Globotruncana havanensis* VOORWIJK n. sp. - VOORWIJK: 195-197; Taf. 1, Fig. 25, 26, 29.
1956 *Rugotruncana havanensis* (VOORWIJK). - BRONNIMANN & BROWN: 552; Taf. 22, Fig. 4-6; Taf. 24, Fig. 5.
1960 *Globotruncana (Rugotruncana) havanensis* VOORWIJK. - PESSAGNO: 103.
1963 *Globotruncanella havanensis* (VOORWIJK). - BRONNIMANN & RIGASSI: Taf. 17, Fig. 2a-3c.
1983 *Globotruncanella havanensis* (VOORWIJK, 1937). - ROBASZYNSKI et al.: 265; Taf. 44, Fig. 4-5, 6 [Hypotyp].

Beschreibung: Die Umbilikalseite weist 4 bis 5 meist dreieckige, seltener trapezoedrische Kammern mit mehr oder weniger kugeliger, pusteltragender Oberfläche auf. Der Nabel nimmt etwa 1/4 des größten Gehäusedurchmessers ein. Spiralseitig weist der Gehäuseumriß gelappte Form auf, die mit Pusteln besetzten Kammern sind petaloid ausgebildet. Die Suturen sind eingesenkt und gebogen, sie berühren die Spiralsutur unter mehr oder weniger rechtem Winkel. Die Seitenansicht weist ein bikonvexes, mäßig hohes, zusammengedrücktes Profil auf. Es sind keine Andeutungen von Kielen ausgebildet.

Bemerkungen: *Globotruncanella havanensis* (VOORWIJK) unterscheidet sich von *Gla. pschadae* durch das Fehlen von angedeuteten oder ausgebildeten Kielen, sie unterscheidet sich von *Gla. petaloidea* durch die höhere Kammeranzahl und den weniger gelappten Gehäuseumriß.

Vorkommen: Selten im Maastricht, *falsostuarti*- bis *fructicosa*-Zone.

Globotruncanella pschadae (KELLER, 1946)
Taf. 15, Fig. 5-7

1946 *Globorotalia pschadae* n. sp. - KELLER: 99; Taf. 2, Fig. 4-6.
1983 *Globotruncanella pschadae* (KELLER, 1946). - ROBASZYNSKI et al.: 269; Taf. 44, Fig. 7a-c.

Beschreibung: Die Spiralseite weist 4 bis 5 petaloide Kammern auf, deren Oberflächen Pusteln tragen, die Größe der Kammern nimmt rasch zu. Die Kammersuturen sind radial angeordnet und eingesenkt. Die Kammerform der Umbilikalseite ist trapezoedrisch, sie werden von radial angeordneten, eingesenkten Suturen getrennt. Lateral gesehen ist das Profil niedrig-trochospiral, meist ist die Andeutung eines Kiels ausgebildet.

Bemerkungen: Die trapezoedrische Kammerform auf der Umbilikalseite und die Ausbildung eines „Kiels" unterscheidet *Globotruncanella pschadae* (KELLER) deutlich von *Globotruncanella havanensis* (VOORWIJK).

Vorkommen: Selten im ?unteren Maastricht, mittleren bis oberen Maastricht, ?*falsostuarti*-Zone, *contusa*- bis *fructicosa*-Zone.

4. PROFIL-BESCHREIBUNG

Im folgenden Kapitel werden acht Profile aus dem Internen Präbetikum, der Intermediären Zone und dem Subbetikum beschrieben und ihre stratigraphische Zuordnung mit Hilfe der planktischen Foraminiferen vorgenommen.

Statistische Angaben über die durchschnittlichen Anteile der Planktongruppen und über das Plankton/Benthos-Verhältnis sind abhängig vom Erhaltungszustand der ausgelesenen Mikrofossilien und der Individuenhäufigkeit in den ausgelesenen Proben. Deshalb können diese Angaben nicht für alle, aber doch für viele Biozonen innerhalb der beschriebenen Profile gemacht werden.

4.1 INTERNES PRÄBETIKUM

4.1.1 Profil Sierra de Salinas

Im unteren Teil des Profiles wechseln sich fossilleere Kalke mit Dolomitbänken ab (ca. 50m). Über einer 70m mächtigen Dolomitabfolge, bestehend aus grau verwitternden, im frischen Bruch grauen bis beigen Dolomiten, dolomitisierten Kalken und Kalken, folgen partiell dolomitisierte, mergelige Kalke (reich an Inoceramenschutt) mit sehr seltenen Vertretern von *Globotruncana* (AZEMA 1972: *Globotruncana* gr. *stuarti*), die eine Einordnung ins Obercampan bis Maastricht erlauben (13 m). Im Hangenden befinden sich helle bis fast weiße, dünngebankte, mergelige Kalke mit globotruncaniden Formen, die jedoch so selten und so schlecht erhalten sind, daß auf eine genauere Bestimmung verzichtet werden muß (12 m, Maastricht). Es zeigt sich aber, daß sich der pelagische Einfluß während der oberen Oberkreide bis in diesen nördlichen Bereich des Präbetikums bemerkbar macht.

Dieses Profil wurde hier berücksichtigt, um den bis in das Interne Präbetikum reichenden, pelagischen Einfluß zu Beginn des Maastrichts zu dokumentieren.

Abb. 19: Lage des Profiles Sierra de Salinas ①, Ausschnitt aus der Mapa Geológica de España, Blatt Yecla (845); R: 840,3; H: 440,5.

4.2 INTERMEDIÄRE ZONE

In der Intermediär-Zone machen sich Einflüsse sowohl seitens des Präbetikums als auch seitens des Subbetikums bemerkbar. Dabei zeigt sich, daß im westlichen Teil des Arbeitsgebietes (Profil Sierra de la Puerta) pelagische Mergel früher auftreten als im mittleren und östlichen Teil. Interessant dabei ist, daß die Sedimentation der Capas Rojas-Schichten im Arbeitsgebiet von W nach E zu gleicher Zeit, d. h. mit Beginn der *eggeri*-Zone bzw. dem Beginn des Campans einsetzt.

4.2.1 Profil Sierra de la Puerta

Die Kreide der Sierra de la Puerta wurde von FALLOT (1943, 1945) und PAQUET (1969) beschrieben. Das westlichste der beschriebenen Profile der Intermediären Zone befindet sich bei km 7,5 der Straße Caravaca-Calasparra, südöstlich eines großen, in Betrieb befindlichen Steinbruchs. Die Oberkreide bildet hier einen sanften, auf einer Länge von einigen Kilometern parallel zur Straße und zur nordwestlich gelegenen Sierra de la Puerta verlaufenden Hügel.

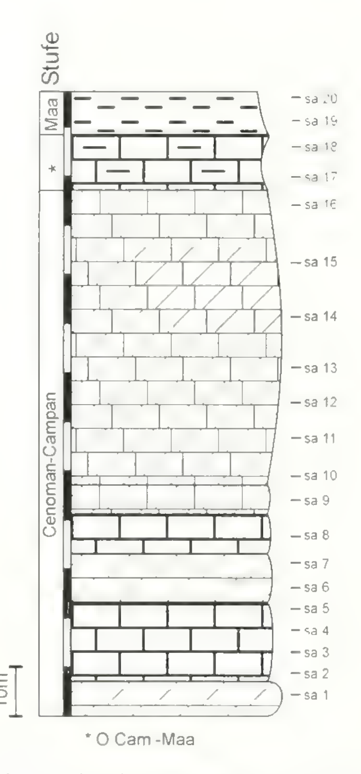


Abb. 20: Profil Sierra de Salinas (Legende siehe Anhang C).

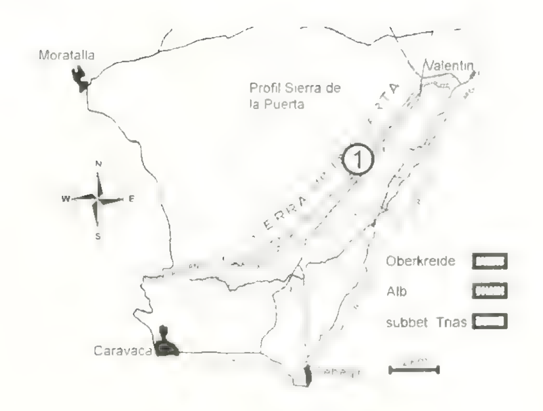


Abb. 21: Lage des Profiles Sierra de la Puerta (1), Ausschnitt aus der Mapa Geológica des España, Blatt Cehegin (911); R: 767,1; H: 396,8.

Der Weg, der den Steinbruch mit der Hauptstraße verbindet, schneidet die Gesteinsschichten an, wobei die älteren Schichten im Südosten, die jüngeren Schichten im Nordwesten liegen.

Die Sierra de la Puerta zeigt einen strukturell sehr homogenen Aufbau, ohne tektonische Diskontinuitäten, liegt dabei aber überkippt vor, die Schichten fallen mit ca. 40° nach SE ein.

4.2.1.1 Fazies

Im Gegensatz zu den anderen Profilen der Intermediären Zone kamen hier fast ausschließlich mergelige Sedimente zur Ablagerung. Die Gesamtmächtigkeit des Profils beträgt ca. 150 m. Es gliedert sich in folgende Abschnitte:

Stufe Zone
Maastricht falsost
Turon ** helv. *
Cenoman cush. brotz.
Alb
SC 26, SC 25, SC 24, SC 11a, SC 11, SC 10, SC 9, SC 7 u 8, SC 6, SC 5, SC 4, SC 2 u 3, SC 1
10m
* archaeocretacea
** schneegansi
*** eggeri

Stufe Zone
Campan elevata ***
Santon asymetrica
Coniac concavata primit.
SC 23, SC 22, SC 21, SC 20, SC 19, SC 18, SC 17, SC 16, SC 15, SC 14, SC 13a, SC 13, SC 12
2m

Abb. 22: Lithologisch-stratigraphisches Profil Sierra de la Puerta (Legende siehe Anhang C).

1) Über den grauen Mergeln und Kalkmergeln des Albs folgt ein ca. 20 m mächtiger Abschnitt cenomaner Mergel bzw. mergeliger Kalke, die wechselnd grünlichgrau bis blaugrau gefärbt sind. Zum Ende dieses Abschnitts ändert sich die Färbung dann in ein sehr helles Grau.

2) Das Turon setzt mit einem relativ feinkörnigen Konglomerat ein. Darüber folgen abwechselnd Konglomerate und feinkörnige kalkige Mergel (20 m).

3) Darüber folgen kalkige Mergel mit dazwischenliegenden, bis zu 4 m mächtigen polymikten Konglomeraten (Coniac und unteres Santon, 8 m).

4) Der folgende Abschnitt (6 m) besteht aus einer Wechselfolge grauer und weißlicher, nach oben gelblich werdender Mergel und mergeliger Kalke (mittleres und oberes Santon).

5a) Im Campan erfolgt ein deutlicher Wechsel zu den Capas Rojas. Sie zeigen interne slumping-Strukturen.

5b) Nach oben hin gehen diese roten Schichten dann in eine Wechselfolge weißlicher und gelblicher Mergel mit dünnplattigen Sandsteinen über (15 m).

6) Das Maastricht wird durch ein 3 m breites Band roter Mergel eingeleitet, das von weißlichen Mergeln und dünnplattigen Sandsteinen abgelöst wird.

4.2.1.2 Stratigraphie und Planktonfauna

Im Profil Sierra de la Puerta wurden fast alle Planktonforaminiferen-Zonen der Oberkreide, von der *brotzeni-* bis zur *falsostuarti*-Zone, nachgewiesen.

a) *brotzeni*-Zone

Die Fauna wird dominiert von den *Rotalipora*-Arten *R. appenninica* (Renz), *R. brotzeni* (Sigal) sowie von *Hedbergella delrioensis* (Carsey), *H. planispira* (Tappan) und *H. simplex* (Morrow). Vertreter der Familie der Heteroheliciden treten noch nicht auf.

Der Anteil der hedbergelliden Formen liegt bei 53%, der der gekielten Planktonten bei 47%. Das Verhältnis von Plankton zu Benthos beträgt 8,8, d. h. der Planktonanteil der Foraminiferenfauna beträgt fast 90%.

b) *cushmani*-Zone

Aufgrund der geringen Anzahl der enthaltenen Planktonten ist eine genaue Aussage über die Zusammensetzung der Planktonfauna nicht möglich. Das Plankton/Benthos-Verhältnis liegt etwa im Bereich des Verhältnisses der *brotzeni*-Zone.

c) *archaeocretacea*-Zone

In der *archaeocretacea*-Zone des Profils Sierra de la Puerta treten nur vereinzelte hedbergellide Arten auf, das Zonenleitfossil *Whiteinella archaeocretacea* Pessagno konnte nicht nachgewiesen werden.

d) *helvetica*-Zone

Die Fauna ist im unteren Teil der Zone gekennzeichnet durch einkielige Vertreter der Gattung *Marginotruncana*, hier sind *M. renzi* (Gandolfi) und weniger häufig *M. marianosi* (Douglas) zu nennen. Nicht geringen Anteil an der Planktonfauna haben *Dicarinella hagni* (Scheibnerova) und *D. imbricata* (Mornod). Häufigste vorkommende Hedbergellen-Art ist *H. delrioensis* (Carsey).

Erstmals tritt *Heterohelix globulosa* (Ehrenberg) auf. Der Anteil der gekielten Arten an der Planktonfauna beträgt ca. 65%, die hedbergelliden Formen sind mit 35% vertreten: Der Anteil der planktischen Foraminiferen an der Foraminiferenfauna steigt auf über 90% an, das P/B-Verhältnis liegt bei ca. 13.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
47	-	53	
90			10

Tab. 1: Prozentuale Verteilung der Foraminiferengruppen, *brotzeni*-Zone, Profile Sierra de la Puerta.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
65	<1	35	
92			8

Tab. 2: Verteilung der Foraminiferengruppen, *helvetica*-Zone, Profil Sierra de la Puerta.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
60-65	2	35-40	
85			15

Tab. 3: Verteilung der Foraminiferengruppen, *primitiva*-Zone, Profil Sierra de la Puerta.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
55-60	1	40-45	
75			25

Tab. 4: Verteilung der Foraminiferengruppen, *concavata*-Zone, Profil Sierra de la Puerta.

e) *schneegansi*-Zone

Die einkieligen *Marginotruncana*-Arten werden durch zweikielige Formen etwas zurückgedrängt. Dominierende Arten sind *Marginotruncana pseudolinneiana* Pessagno und *M. marginata* (Reuss). Weiter zu nennen ist *Dicarinella imbricata* (Mornod). Wichtige hedbergellide Formen sind *Hedbergella planispira* (Tappan) und *H. delrioensis* (Carsey). Einen Anteil von etwa 45% an der Planktonfauna besitzen die gekielten Formen, der Anteil der hedbergelliden Arten beträgt 55%. Das P/B-Verhältnis sinkt auf den Wert 4, d. h. der Planktonanteil beläuft sich auf 80%.

f) *primitiva*-Zone

In der *primitiva*-Zone treten die Gattungen *Dicarinella* und *Marginotruncana* mit etwa gleicher Häufigkeit auf. Charakteristisch für den Anteil gekielter planktischer Foraminiferen sind *Dicarinella primitiva* (Dalbiez) und *Marginotruncana pseudolinneiana* Pessagno. Typisch für die hedbergelliden Formen ist das gehäufte Auftreten von *Hedbergella delrioensis* (Carsey) und *H. planispira* (Tappan). Die Anteile der einzelnen Gruppen an der Foraminiferenfauna ändern sich im Vergleich zur *helvetica*-Zone kaum.

g) *concavata*-Zone

Kennzeichnend für die *concavata*-Zone in diesem Profil ist das Auftreten von *Dicarinella concavata* (Brotzen) und, im

Probe / Plankt. Foram.	H. delrioensis	H. planispira	H. simplex	H. sp	A. cretacea	Ru. hexacamerata	P. helvetica	P. turbinata	R. appenninica	R. brotzeni	R. cushmani	R. greenhornensis	D. asymetrica	D. concavata	D. imbricata	D. hagni	D. primitiva	D. sp	M. angusticarinata	M. marianosi	M. paraconcavata	M. pseudolinneiana	M. renzi	M. schneegansi	M. sp	G. arca	G. bulloides	G. falsostuarti	G. insignis	G. linneiana	G. mariei	G. orientalis	G. rosetta	G. sp	Gta. elevata	Gta. stuarti	Gta. stuartiformis	Ros. fornicata	Ros. patelliformis	Hx. globulosa	Hx. sp	Pst. elegans	Pst. sp	S. decoratissima	V. eggeri	Zone
sc 26				·		●																							●	◉				▣		●	●	●		●		●	·			falsostuarti
sc 25				●																								●						▣		●	●		·	●	●					
sc 24																																	·	●			·				·	·				
sc 23				·																						●	●				◉	·	◉	◉	◉		◉	◉	●	●		·				elevata
sc 22																																														
sc 21																																														
sc 20																											·			·				●	·				·							
sc 19																																														
sc 18				●																										◉				▣	●				·	◉						eggeri
sc 17				+																										+					+			+		+	+				+	
sc 16													+																															cf		asymetrica
sc 15																																														
sc 14																																														concavata
sc 13a	◉		◉		●									●			●	●	·	●				·	●															●						
sc 13				●												●		●																												
sc 12															+						+	+																		+						primitiva
sc 11a	+	+	+														+						+	+																						schneegansi
sc 11		+					+																																							
sc 10c																																														helvetica
sc 10		+																					cf																	+				cf		
sc 9																																														archaeocretacea
sc 8								+			+	+																																		cushmani
sc 7																																														
sc 6										+	+																																			brotzeni

Tab. 5: Vorkommen der einzelnen Arten planktischer Foraminiferen im Profil Sierra de la Puerta (Legende siehe Anhang B).

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
73	25	5	
93			7

Tab. 6: Verteilung der Foraminiferengruppen, *eggeri*-Zone, Profil Sierra de la Puerta.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
94	5	1	
94			6

Tab. 7: Verteilung der Foraminiferengruppen, *elevata*-Zone, Profil Sierra de la Puerta.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
80	13	7	
82			18

Tab. 8: Verteilung der Foraminiferengruppen, *falsostuarti*-Zone, Profil Sierra de la Puerta.

unteren Teil der Zone, *Dicarinella primitiva* (Dalbiez), sowie von *Hedbergella delrioensis* (Carsey). Der Anteil der gekielten Arten nimmt innerhalb der Planktonfauna langsam zu, das P/B-Verhältnis bleibt konstant.

h) *asymetrica*-Zone

Der Gehalt an planktischen Foraminiferen reichte nicht aus, um statistisch verwertbare Aussagen zu treffen. Signifikant für diese Zone ist jedoch das erste Auftreten von *Ventilabrella eggeri* Cushman in den höheren Bereichen der Zone (Probe SC 17).

i) *eggeri*-Zone

Deutlich zeigt sich eine Zunahme des Heterohelicidenanteils an der Planktonfauna. Bezeichnend für die *eggeri*-Zone ist darüber hinaus der Anstieg des P/B-Verhältnisses. Die Vergesellschaftung der planktischen Foraminiferen wird dominiert von gekielten Planktonten (vor allem *Globotruncana linneiana* (d'Orbigny).

j) *elevata*-Zone

Der weitere Anstieg des P/B-Verhältnisses (15) ist signifikant für die *elevata*-Zone. Charakteristische Arten sind *Globotruncana* linneiana (d'Orbigny), *Globotruncanita elevata* (Brotzen) und *Gta. stuartiformis* (Dalbiez). Die globotruncaniden Arten nehmen den Hauptteil der Planktonfauna ein. Der Anteil der heteroheliciden und der hedbergelliden Formen ist sehr gering.

k) *falsostuarti*-Zone

In der *falsostuarti*-Zone wird das P/B-Verhältnis deutlich kleiner (5), heterohelicide und hedbergellide Arten erreichen einen größeren Anteil an der Planktonfauna. Kennzeichnende Arten sind die neu auftretende *Globotruncana falsostuarti* Sigal, *Heterohelix globulosa* (Ehrenberg) und *Globotruncanita stuartiformis* (Dalbiez).

4.2.2 Profil Loma de Planes, Sierra de la Pila

Das Profil befindet sich am Südostrand der Sierra de la Pila, ca. 3 km südwestlich von La Garrapacha. Aufgeschlossen ist hier die gesamte Oberkreide, ausgehend vom Alb bis ins Maastricht.

Die Kreide von La Garrapacha wurde von verschiedenen Autoren beschrieben (Fallot 1945, Azema 1966, 1972, Jerez, Jerez & Garcia 1974).

4.2.2.1 Fazies

Die Gesamtmächtigkeit des Profils beträgt etwa 180 m. Die Schichten fallen mit 25-30° nach NNW ein.

1) Über den Kalken und mergeligen Kalken mit sandigen Einschaltungen (reich an Ammoniten, Alb) folgen ca. 60 m leicht mergelige, dünngebankte, helle Kalke bis mergelige Kalke, die sehr reich an Pithonellen und Calcisphaeren sind (deshalb hier als Calcisphaerenkalke bezeichnet, Alter: Cenoman-Turon). Die karbonatischen Ablagerungen können als dicht gepackte Biomikrite (Folk) bzw. Wackestones (Dunham) klassifiziert werden. Der Energieindex nach Plumley et al. (1962) liegt im Bereich II3 bis III2 und zeigt einen nicht oder schwach bewegten Ablagerungsraum an.

2) Einige Meter eines konkordant folgenden, monomikten Konglomerates repräsentieren die *primitiva*-Zone (vgl. Profil Sierra de la Puerta).

3) Im Hangenden folgen helle Kalke und Mergelkalke die bereits reich an planktischen Foraminiferen sind (35 m, oberste *primitiva*- bis *asymetrica*-Zone).

4) Die folgenden Capas Rojas, rötlich und gelblich gefärbt, sind ca. 55 m mächtig. Sie sind reich an planktischen Foraminiferen (Campan-Maastricht).

5) Den Abschluß des Profiles bilden graugrüne bis leicht rosafarbene Mergel und Kalkmergel (5 m, Maastricht) mit sandigen Einschaltungen.



Abb. 23: Lage des Profils Loma de Planes (1), Ausschnitt aus der Mapa Geológica de España, Blatt Cieza (891); R: 816,6; H: 407,1.

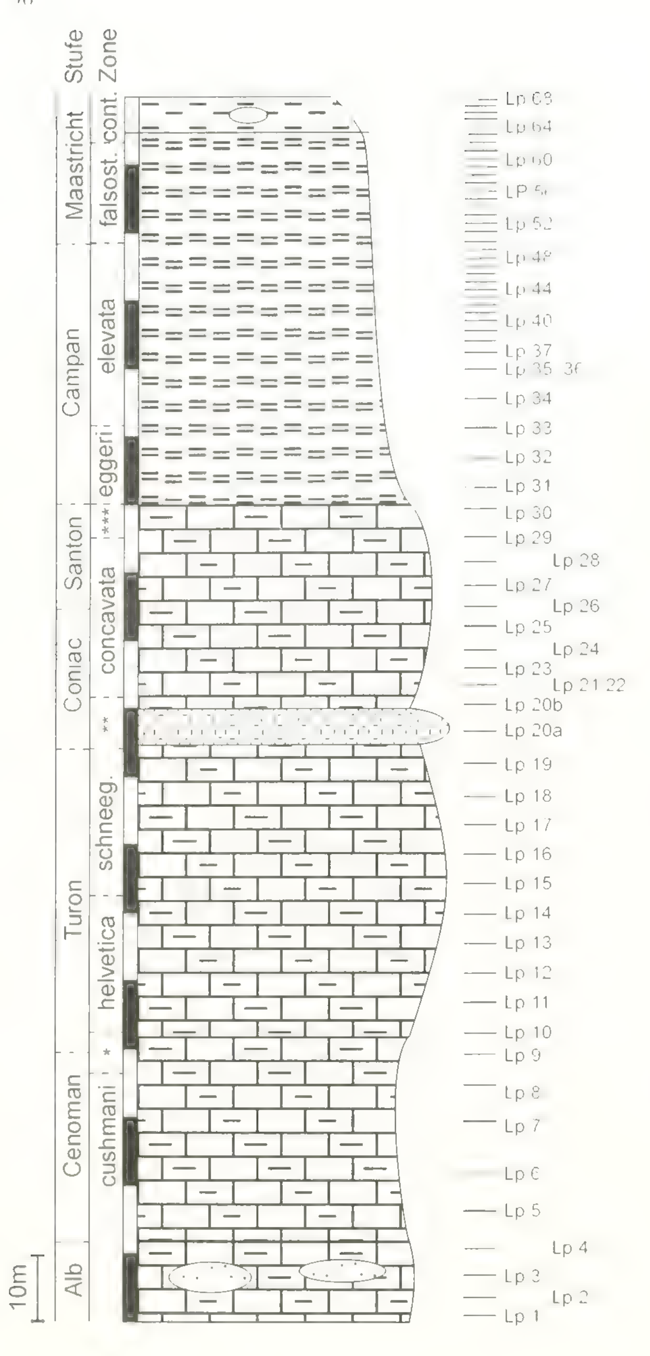


Abb. 24: Lithologisch-stratigraphisches Profil Loma de Planes (Legende siehe Anhang C).

4.2.2.2 Stratigraphie und Planktonfauna

Im Profil Loma de Planes können alle Planktonforaminiferen-Zonen von der *cushmani-* bis zur *contusa*-Zone beschrieben werden. Die über dem Alb folgende *brotzeni*-Zone wurde hier nicht nachgewiesen.

a) *cushmani-* bis *schneegansi*-Zone

Die Fauna setzt sich aus planktischen Foraminiferen und Calcisphaeren zusammen. In der *archaeocretacea*-Zone ist das übliche Fehlen von Rotaliporen und Marginotruncanen festzustellen

b) *primitiva*-Zone

Die *primitiva*-Zone wird dominiert von olistosthromartigen Einschaltungen. Die darunterliegenden Mergel lassen jedoch die stratigraphische Zuordnung zu dieser Biozone zu. Die Schliffe zeigen Vergesellschaftungen von *Marginotruncana angusticarinata* (GANDOLFI), *M. coronata* (BOLLI) und *Dicarinella imbricata* (MORNOD).

c) *concavata*-Zone- bis *asymetrica*-Zone

In die weißlichen Mergel sind nicht durchhaltenden helle Kalkmergelbänke eingeschaltet. Im Niveau der Probe lp 24 (*concavata*-Zone) ist eine kalkarenitische Einschaltung zu beobachten. Die Planktonfauna setzt sich in der *concavata*-Zone aus den Arten *Marginotruncana marginata* (REUSS) und *M. pseudolinneiana* PESSAGNO, der auch im Schliff erkennbaren *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG) sowie Formen der Gattung *Hedbergella* zusammen. Bis zum Ende der *asymetrica*-Zone tritt keine Veränderung der Faunenzusammensetzung auf.

d) *eggeri-* bis untere *falsostuarti*-Zone

Mit Beginn der *eggeri*-Zone setzt auch im Profil Loma de Planes die für die pelagische Oberkreide der Betischen Kordillere typische Capas Rojas-Sedimentation ein. Sie beginnt hier langsam mit gelblichen bis leicht orangeroten Mergeln. Die typische, leuchtend rote Färbung entwickelt sich erst im Verlauf des unteren Campans. Die Rotfärbung der Mergel hält hier bis ins unterste Maastricht (untere *falsostuarti*-Zone) an. Im Verlauf der *elevata*-Zone steigt der Anteil der Globotruncanen stetig an, und erreicht im Niveau der Probe Lp 44 mit 91% Anteil an der Planktonfauna seinen Höhepunkt. Interessanterweise treten in dieser Probe keine hedbergelliden Arten auf.

Die Vergesellschaftung der planktischen Foraminiferen dominieren die Arten *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY), *G. arca* (CUSHMAN) und *Heterohelix globulosa* (EHRENBERG) sowie untergeordnet *Globotruncanita stuartiformis* (DALBIEZ) und *Rugoglobigerina hexacamerata* BRONNIMANN.

e) obere *falsostuarti-* bis *contusa*-Zone

Konform mit dem Profil Sierra de la Puerta zeigen die Schichten des Maastricht mergelige Sedimentation ohne Einschaltung sandiger Schichten (vgl. Profil Barranco del Gredero). In der oberen *falsostuarti*-Zone läßt sich an der Faunenzusammensetzung keine Änderung feststellen.

Mit Beginn der *contusa*-Zone bestimmt die neu auftretende *Rosita contusa* (CUSHMAN) neben *Globotruncanita stuarti* (DE LAPPARENT) mit der in der unteren *contusa*-Zone noch vorkommenden *Globotruncana linneiana* (D'ORBIGNY) das Bild der Planktonfauna. Sehr selten treten Rugoglobigerinen und etwas häufiger Heteroheliciden auf.

4.2.3 Profil Rincon de Cortes

In der Region Orxeta wurden zwei Profile aufgenommen. Das hier beschriebene Profil repräsentiert den unteren und mittleren Teil der Oberkreide und liegt an der Südostflanke

Probe / Plankt. Foram.	A blowi	H holmdelensis	H monmouthensis	H. sp	Ru hexacamerata	W. archaeocretacea	R cushmani	D asymetrica	D concavata	D hagni	D imbricata	D primitiva	M angusticarinata	M coronata	M marginata	M pseudolinneiana	M renzi	M schneegansi	M sigali	M tarfayensis	M tricarinata	M undulata	G arca	G bulloide	G falsostuarti	G linneiana	G mariei	G sp	Gta elevata	Gta stuarti	Gta stuartiformis	Ros contusa	Ros fornicata	Hx globulosa	Hx planata	Hx. sp	Pst. elegans	Pst sp	S deflaensis	S decoratissima	V. eggeri	Zone
Ip 68																																										
Ip 67																																										
Ip 66																													+	+												
Ip 65				+	+																					+						+										contusa
Ip 64																																										
Ip 63																																										
Ip 62																																										
Ip 61																																+										
Ip 60				+																				+	+	+								+								
Ip 59																								+		+																
Ip 58			+		+																			+																		
Ip 57																																										
Ip 56																							+		+	+				+						+						falsost
Ip 55																										+																
Ip 54																							+			+				+			+			+						
Ip 53				+																			+			+				+			+			+		+				
Ip 52																							+	+		+										+						
Ip 51																																										
Ip 50																																										
Ip 49																																										
Ip 48																																										
Ip 47																																		+		+	+					
Ip 46																																										
Ip 45		•	•																				●			■	●	•					•	●					•	•		
Ip 44																							●	•		■	●							●							•	
Ip 43																										+										+						
Ip 42				+																			+			+			+					+			+					elevata
Ip 41	•	●	•																				●			●	•	•			•			●						•		
Ip 40																													+													
Ip 39																																										
Ip 38																																										
Ip 37																																										
Ip 36				+																			+													+						
Ip 35				+																+						+										+						
Ip 34				+																																						
Ip 33b																																										
Ip 33a								+								+																										
Ip 32																								+		+			+					+								eggeri
Ip 31																													+													
Ip 30								+						+																												
Ip 29				+				+	+		cf.																															asymetrica
Ip 28													+		+																					+						
Ip 27				+									+																							+						
Ip 26																																										
Ip 25				+									+		+						+															+				+		
Ip 24															+	+					+													+ cf		+						concavata
Ip 23				+										+							+															+						
Ip 22									+			?		+		+					+	+																				
Ip 21				+									+	+							+															+						
Ip 20b											+		+	+		+					+													+		+						
Ip 20a																																										primitiva
Ip 19										+																																
Ip 18																																										
Ip 17																																										schneegansi
Ip 16																																										
Ip 15																•	•	•																								
Ip 14																																										
Ip 13																																										
Ip 12																																										
Ip 11																																										helvetica
Ip 10				+						•	•					•	•		+																	+						
Ip 9				+		+																																				?archaeo
Ip 8																																										
Ip 7											+																															cushmani
Ip 6							+																																			
Ip 5																																										
Ip 4																																										
Ip 3																																										
Ip 2																																										
Ip 1																																										

Tab. 9: Auftreten der einzelnen Arten planktischer Foraminiferen im Profil Loma de Planes (Legende siehe Anhang B).

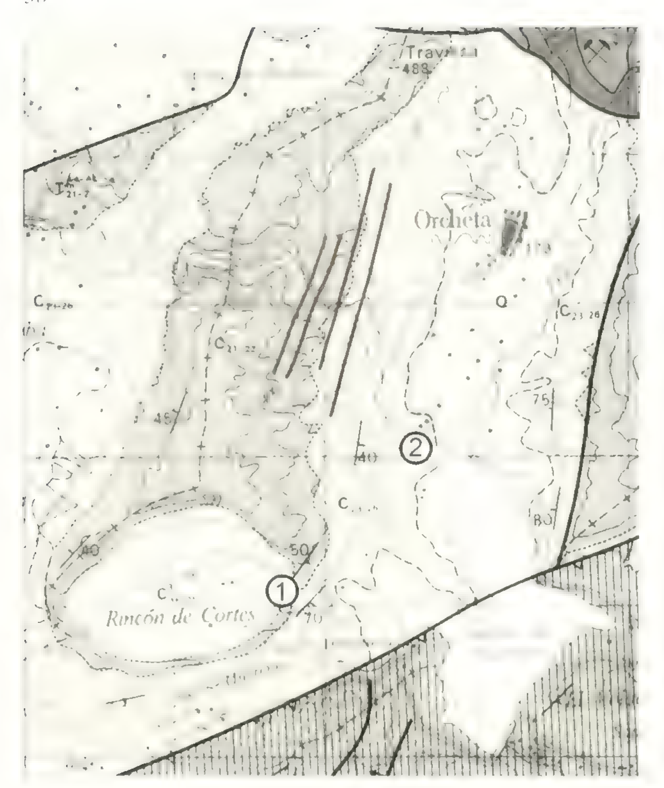


Abb. 25: Lage der Profile Rincon de Cortes ① und Orxeta ②. Ausschnitt aus der Mapa Géologica de España, Blatt Villajoyosa (847); Rincon de Cortes: R: 896,6; H: 443,8; Orxeta: R: 897,7; H: 445,0.

des Rincon de Cortes. Das folgende Profil (Profil Orxeta) befindet sich neben einem Straßenanschnitt 50 m südlich der Brücke über den Stausee (Profil B). Aufgeschlossen ist hier der obere Teil der Oberkreide mit einem sehr schönen Vorkommen von Capas Rojas.

4.2.3.1 Fazies

Die Mächtigkeit des Profils beträgt 65 m. Die Schichten fallen mit etwa 30° nach Südosten ein. Bedingt durch die Konsistenz des Gesteinsmaterials liegt der überwiegende Teil der Proben in Form von Schliffen vor. Das Profil gliedert sich in folgende Abschnitte:

1) Calcisphaerenkalke: Im Verlauf des Abschnittes nimmt der Anteil planktischer Foraminiferen zu, er gewinnt jedoch nie übergeordnete Bedeutung. Massenhaft finden sich aber Calcisphaeren. Es handelt sich um dicht gepackte Biomikrite (Folk) bzw. Wackestones (Dunham).

Der Energie-Index nach Plumley et al. (1962) liegt im Bereich III2 bis III3 und deutet einen schwach oder nicht bewegten Ablagerungsraum an.

Die in den Schliffen enthaltenen planktischen Foraminiferen erlauben eine Differenzierung in die *cushmani-*, *helvetica-*, *schneegansi-*, *primitiva-*, *concavata-*, *asymetrica-*, *eggeri-* und *elevata*-Zone.

Mit einem deutlich rot gefärbten Konglomerat setzt in der *eggeri*-Zone die Capas-Rojas-Sedimentation (wenige m) ein, die sich hangabwärts nicht weiter verfolgen läßt, da die anstehenden Schichten von Hangschutt überdeckt werden.

4.2.3.2 Stratigraphie und Planktonfauna

a) *cushmani-* bis *archaeocretacea*-Zone

Die Planktonfauna weist neben den massenhaft auftretenden Calcisphaeren selten Rotaliporen auf. Die planktischen Foraminiferen haben bis zum Einsetzen der *helvetica*-Zone durchgehend nur untergeordneten Anteil an der planktischen Fauna.

b) *helvetica-* bis *schneegansi*-Zone

In der *helvetica*-Zone läßt die Planktonfauna folgende Vergesellschaftung erkennen: Es treten als charakteristische Vertreter *Marginotruncana pseudolinneiana* Pessagno, *M. coronata* (Bolli), *Dicarinella hagni* (Scheibnerova) und *Dicarinella imbricata* (Mornod) auf. In der *schneegansi*-Zone

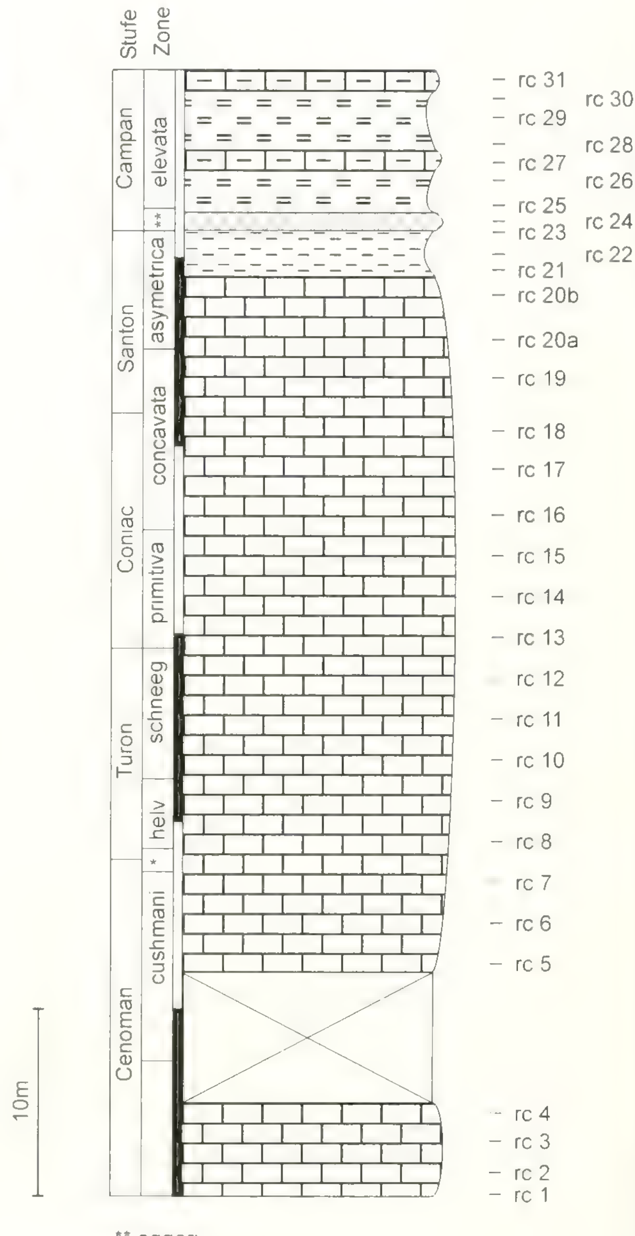


Abb. 26: Lithologisch-stratigraphisches Profil Rincon de Cortes (Legende siehe Anhang C).

Probe	Plankt. Foram. H sp	P sp	R sp	D. asymetrica	D. concavata	D. hagni	D. imbricata	D. primitiva	M angusticarinata	M coronata	M pseudolinneiana	M. schneegansi	M sigali	M. tricarinata	G arca	G linneiana	G mariei	G sp	Gta. elevata	Ros. fornicata	Hx. globulosa	Hx sp	Pst sp	V eggeri	Zone
rc 31																									
rc 30																									
rc 29	+														+	+					+	+			
rc 28																									elevata
rc 27																									
rc 26	•														●	●	•	●	●	●	●			•	
rc 25	+															+									
rc 24																								+	eggeri
rc 23	+															+			+		+			+	
rc 22																									
rc 21																									asymetrica
rc 20				+							+				?							+			
rc 19											+			+							+				
rc 18					+					+				+								+			concavata
rc 17											+			+							+				
rc 16					+			+		+	+			+											
rc 15	+													+								+			
rc 14									+	+				+								+			primitiva
rc 13								+			+			+								+			
rc 12										+				+								+			
rc 11									+		+			+							+				schneegansi
rc 10											+			+							+				
rc 9						+	+		?	+	+		+	+							+				helvetica
rc 8		+																							archaeocr.
rc 7			+																						
rc 6			+																						cushmani
rc 5																									
rc 4																									
rc 3																									
rc 2																									
rc 1																									

Tab. 10: Auftreten der einzelnen Arten planktischer Foraminiferen im Profil Rincon de Cortes (Legende siehe Anhang B).

kommen zu dieser Vergesellschaftung *M. tricarinata* (Quereau) und *M. angusticarinata* (Gandolfi) hinzu.

c) *primitiva-* bis *concavata*-Zone

Charakteristisch für die *primitiva*-Zone ist das Auftreten der Zonenleitart *Dicarinella primitiva* (Dalbiez). Selten treten Heteroheliciden auf. Die aus den beiden vorhergehenden Zone bekannten Marginotruncanen haben weiterhin bedeutenden Anteil an der Planktonfauna. In der *concavata*-Zone ändert sich an der Zusammensetzung der Planktonfauna nichts, neu hinzu kommt die im Schliff gut bestimmbare *D. concavata* (Brotzen).

d) *asymetrica*-Zone

In der oberen *asymetrica*-Zone wechselt die Lithologie von den härteren Kalken in die weicheren Mergel und mergeligen Kalke. Kennzeichnend für die Planktonfauna sind immer noch *Marginotruncana pseudolinneiana* Pessagno und *M. marginata* (Reuss). Charakteristisch ist naturgemäß *Dicarinella asymetrica* (Sigal).

e) *eggeri-* bis *elevata*-Zone

Die Capas Rojas-Sedimentation setzt in diesem Profil mit einer grobkonglomeratischen Einschaltung ein, deren Matrix deutlich rot gefärbt ist. *Eggeri-* und *elevata*-Zone weisen die gleiche Faunenzusammensetzung mit *Globotruncanita elevata* (Brotzen), *Gta. stuartiformis* (Dalbiez), *Globotruncana linneiana* (d'Orbigny), *Heterohelix globulosa* (Ehrenberg) und *Pseudotextularia elegans* (Rzehak) auf.

4.2.4. Profil Orxeta

4.2.4.1 Fazies

Das Profil Orxeta entwickelt sich aus den von Profil Rincon de Cortes bekannten hellen Kalken. Ohne einleitendes Konglomerat beginnt darüber die Capas Rojas-Formation, hier als eine Abfolge wechselnd roter und weißlich-gelblicher, weicherer Mergel und kalkiger, härterer Mergelkalke ausgebildet. Die Mächtigkeit des Profils beträgt 15 m. Die Mikrofauna ist nur sehr schlecht erhalten, weshalb auf eine statistische Bearbeitung der untersuchten Proben verzichtet werden mußte.

4.2.4.2 Stratigraphie und Planktonfauna

a) *asymetrica*-Zone

Der untere Teil des Profils, bis zum Einsetzen der Capas Rojas liegt im stratigraphischen Bereich der *asymetrica*-Zone.

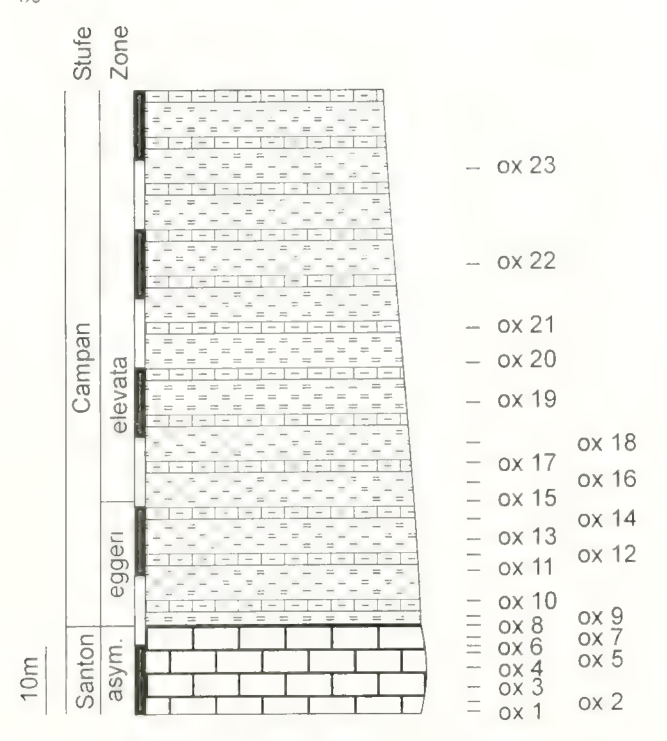


Abb. 27: Lithologisch-stratigraphisches Profil Orxeta (Legende siehe Anhang C).

Probe / Planktische Foram.	H sp	M coronata	M marginata	M pseudolinneiana	M undulata	G arca	G linneiana	G sp	Gta elevata	Gta stuartiformis	Ros fornicata	Ros patelliformis	Hx globulosa	H. sp	S decoratissima	S deflaensis	V eggeri	Zone
ox 23							+											
ox 22						+												
ox 21								+			+			+				
ox 20																		
ox 19							+	+				+	+					
ox 18																		elevata
ox 17											+			+				
ox 16						+	+	+					+					
ox 15						+	+	+					+					
ox 14																		
ox 13						+	+		+	+		+						
ox 12						+	+				+		+					
ox 11						+	+		+		+		+				?	
ox 10																		
ox 9						+	+	+			+		+				+	eggeri
ox 8																		
ox 7				+	+				+		+							
ox 6															+			
ox 5				+										+				
ox 4		+														+		asymetrica
ox 3			+	+														
ox 3a														+				
ox 2			+															
ox 1																		

Tab. 11: Auftreten der einzelnen Arten planktischer Foraminiferen im Profil Orxeta (Legende siehe Anhang B).

Die Planktonfauna wird dominiert von *Marginotruncana pseudolinneiana* Pessagno und *M. marginata* (Reuss). Selten tritt die Zonenleitart *Dicarinella asymetrica* (Sigal) auf.

b) *eggeri*- bis *elevata*-Zone

Das Capas Rojas-Event setzt in der unteren *eggeri*-Zone (vgl. Profile Sierra de la Puerta, Loma de Planes) mit einer deutlichen Faunenänderung ein. Die Marginotruncanen werden von den charakteristischen *Globotruncanita elevata* (Brotzen), *Gta. stuartiformis* (Dalbiez) und *Globotruncana arca* (Cushman) abgelöst.

4.3 SUBBETIKUM

Der Begriff „zone subbétique", Subbetische Zone, wurde von Bertrand & Kilian (1889: 392) eingeführt. Sie unterschieden drei verschiedene Zonen, „la chaîne bétique", „les chaînes subbétiques" und „le bassin tertiaire de Grenade". Nicklès (1904) erkannte den Überschiebungscharakter großer Teile des Subbetikums.

Die Oberkreide der Region südlich von Caravaca wurde von Busnardo et al. (1958) erstmals beschrieben und der Reichtum an Mikrofaunen erkannt. Eine eingehende Darstellung der Loma de Solana-Einheit liefern Paquet (1969) und Van Veen (1969).

Der oberkretazische Anteil der Loma de Solana-Einheit gehört zu Quipar-Formation (Cenoman-Campan) und Jorquera-Formation (Maastricht bis Untereozän) (Van Veen 1969). Abtahi (1975) untersuchte Stratigraphie und Mikropaläontologie im Barranco del Gredero südwestlich von Caravaca und dabei die obersten Schichten der Jorquera-Formation, den Übergang Kreide-Tertiär. Darüber hinaus wurde die Kreide/Tertiär-Grenze im Barranco del Gredero u. a. von Canudo, Keller & Molina (1991) eingehend untersucht.

4.3.1 Westliches Ende des Barranco de Cañada lengua

4.3.1.1 Fazies

Der Barranco de Cañada lengua zeigt eine Sequenz vom oberen Jura bis in die untere Oberkreide. Am westlichen Ende des Barranco ist der untere Abschnitt der oberkretazischen

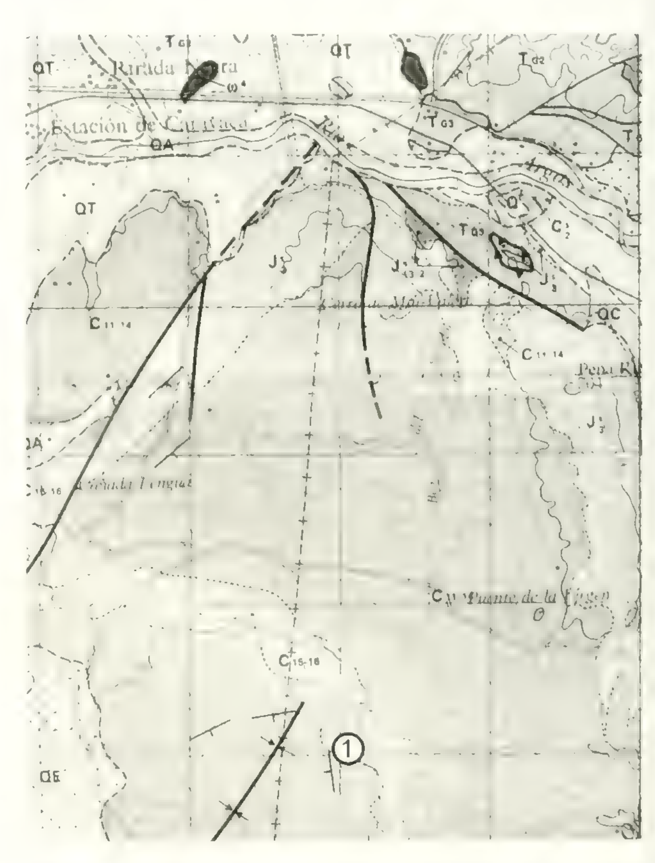


Abb. 28: Lage des Profils Barranco de Cañada lengua (1), Ausschnitt aus der Mapa Geológica de España, Blatt Cehegin (911); R: 763,2; H: 386,9.

Serie aufgeschlossen. Die Schichten des Profiles fallen mit ca. 30° nach Südwesten ein.

Die Basis des Profils bilden die graugrünen Mergel des Albs. Sie enthalten dünne Eisenoxidkrusten.

Das folgende untere Cenoman besteht aus weißlichen Mergeln (40 m), die Bioturbationsspuren senkrecht zu den Schichtoberflächen aufweisen. Eingeschaltet sind härtere Kalkmergelbänke. Auf Kluftflächen treten Eisenoxidkrusten auf. In die Sequenz eingeschaltet ist eine sandige Turbiditbank (1 m) mit Belastungsmarken auf der Unterseite und großen Limonitknollen (Durchmesser bis 10 cm). Auf der Oberseite zeigen sich chondritische Grabspuren.

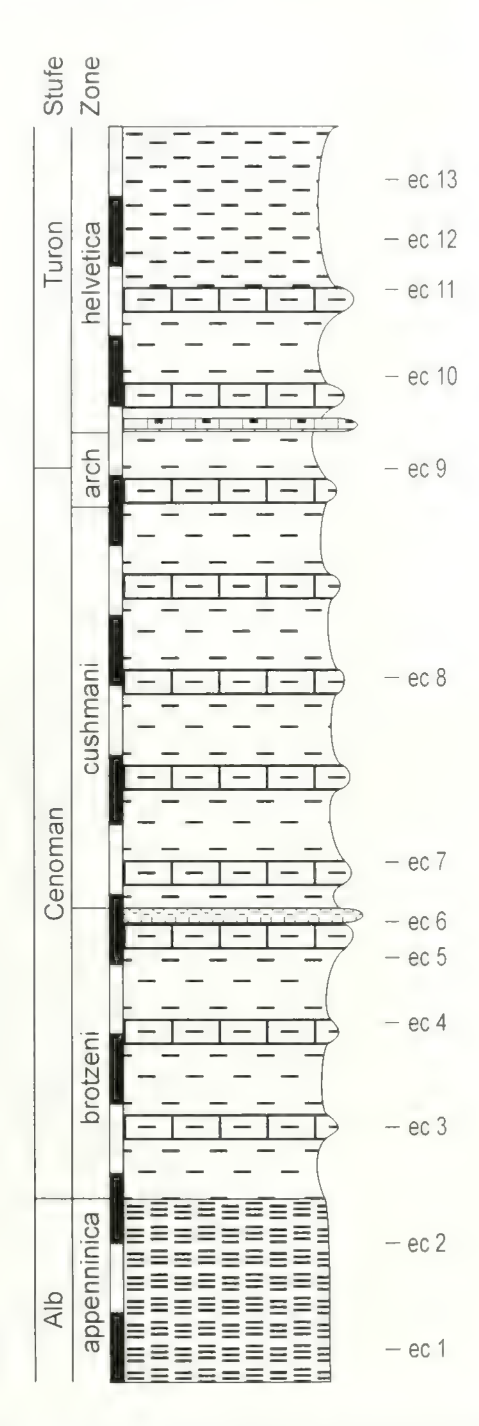


Abb. 29: Lithologisch-stratigraphisches Profil Barranco de Cañada lengua (Legende siehe Anhang C).

Darüber folgt wieder ein Abschnitt heller Mergel und Kalkmergel (50 m, höheres Cenoman), dessen Schichtkomponenten Bioturbation aufweisen.

Das Turon beginnt mit einer dünnen, durchgehenden Silexkalk-Bank (5-10 cm) und setzt sich in einer Folge sehr heller Mergel und mergeliger Kalke fort.

4.3.1.2 Stratigraphie und Planktonfauna

a) *brotzeni*-Zone

Kennzeichnend für diese Zone ist eine Vergesellschaftung von *Rotalipora appenninica* (RENZ) und *R. brotzeni* (SIGAL) mit *Hedbergella delrioensis* (CARSEY), *H. planispira* (TAPPAN) und *H. simplex* (MORROW).

b) *cushmani*-Zone

Häufige Vertreter planktischer Foraminiferen sind *Rotalipora appenninica* (RENZ), *R. brotzeni* (SIGAL), *R. cushmani* (MORROW), *R. deeckei* (FRANKE), *R. gandolfii* LUTERBACHER & PREMOLI-SILVA, *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI), *Hedbergella delrioensis* (CARSEY), *H. simplex* (MORROW) und *H. planispira* (TAPPAN).

Selten treten hier die ersten Vertreter von *Dicarinella* mit *D. hagni* (SCHEIBNEROVA) und *D. imbricata* (MORNOD) und *Heterohelix* mit *H. globulosa* (EHRENBERG) auf.

Das P/B-Verhältnis steigt im Vergleich zur *brotzeni*-Zone an, das Verhältnis von gekielten zu nicht-gekielten Planktonten bleibt in etwa konstant.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
43	-	57	
75-80			20-25

Tab. 12: Verteilung der Foraminiferengruppen, *brotzeni*-Zone, Profil Barranco de Cañada lengua.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
40	<1	60	
95-99			1-5

Tab. 13: Verteilung der Foraminiferengruppen, *cushmani*-Zone, Profil Barranco de Cañada lengua.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
65	-	35	
97			3

Tab. 14: Verteilung der Foraminiferengruppen, *archaeocretacea*-Zone, Profil Barranco de Cañada lengua.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
45	<1	55	
90			10

Tab. 15: Verteilung der Foraminiferengruppen, *helvetica*-Zone, Profil Barranco de Cañada lengua.

cc 1	cc 2	cc 3	cc 4	cc 5	cc 6	cc 7	cc 8	cc 9	cc 10	cc 11	cc 12	cc 13	Probe / Planktische Foram.
			◉	●		■	■	●	◉	■	●	◉	*H. delrioensis*
	■		◉	●		■	■	●					*H. planispira*
									◉	•		◉	*H.* sp
	◉		●	●		◉	◉	•	●	●		◉	*H. simplex*
								?					*W. archaeocretacea*
									•				*W.* sp
			●	•	•	●	●						*P. delrioensis*
									●	●	●	●	*P. helvetica*
			•			◉	●	◉	•		●		*P. stephani*
			•		●	•		◉	◉	•		●	*P. turbinata*
	◉		•										*R. appennnica*
			◉	•	◉								*R. brotzeni*
					•	●	●						*R. cushmani*
					•	◉	◉						*R. gandolfii*
			●			◉	●						*R. greenhornensis*
				●		◉	●						*R. reicheli*
	◉		●			●	●						*R* sp
					•		•	•	◉	●	◉	◉	*D hagni*
							●	•	◉	●	◉	●	*D imbricata*
									•				*D.* sp.
											•	●	*M. coronata*
									•		◉	•	*M marginata*
									◉		◉	●	*M. marianosi*
												•	*M paraconcavata*
											◉	◉	*M pseudolinneiana*
									•		●	●	*M renzi*
												●	*M. schneegansi*
												•	*M tarfayensis*
									•	•	◉	◉	*M* sp
										•	●	◉	*Hx. globulosa*
			•			•	•		•				*Hx.* sp
	appenninica		brotzeni		cushmani			archaeocret	helvetica				**Zone**

Tab. 16: Auftreten der einzelnen Arten planktischer Foraminiferen im Profil Barranco de Cañada lengua (Legende siehe Anhang B).

c) *archaeocretacea*-Zone

Einschneidende Auswirkungen auf die Zusammensetzung der Planktonforaminiferen-Fauna hat das CTBE (Cenomanian Turonian boundary event). Die Familie Rotaliporidae stirbt aus, wird jedoch nicht sofort durch die Marginotruncanidae ersetzt. Daher dominieren hier die Arten der Gattungen *Praeglobotruncana*, *Whiteinella* und *Hedbergella* mit *P. stephani* (GANDOLFI), *P. turbinata* (REICHEL) und *Hedbergella simplex* (MORROW).

Obwohl in der *archaeocretacea*-Zone keine Rotaliporen und Marginotruncanen auftreten, verschiebt sich das Verhältnis von gekielten zu nicht-gekielten Planktonten in Richtung der gekielten Formen. Verantwortlich dafür ist das verstärkte Vorkommen von *Praeglobotruncana*-Arten. Das P/B-Verhältnis bleibt mit 32,1 konstant hoch, d. h. der Planktonanteil liegt bei 97%.

d) *helvetica*-Zone

Sehr prägnant in der Zusammensetzung der Fauna ist der Übergang von der *archaeocretacea*-Zone zum Turon bzw. der *helvetica*-Zone. Die Planktonfauna dominieren gekielte, trochospirale Formen.

Die Gattung *Marginotruncana* setzt mit Beginn der *helvetica*-Zone ein. Im unteren Teil der Zone dominieren noch die Arten *Marginotruncana renzi* (GANDOLFI), *M. sigali* REICHEL und *M. schneegansi* (SIGAL). Sie werden als bestimmende Arten im Verlauf der *helvetica*-Zone durch *M. pseudolinneiana* PESSAGNO und *M. coronata* (BOLLI) abgelöst. Der Anteil der Praeglobotruncanen nimmt im Vergleich zur *archaeocretacea*-Zone deutlich ab. Das Zonenleitfossil tritt selten bis gemein auf. Das P/B-Verhältnis geht auf 9:1 zurück.

Langsam steigt auch der Anteil der Heteroheliciden an der Planktonfauna, sie erreichen erstmals einen nennenswerten Anteil.

4.3.2 Cortijo de Sta. Ines

4.3.2.1 Fazies

Das Profil Cortijo de Sta. Ines liegt ca. 2 km südlich von Caravaca. Hier sind die für die spanische pelagische Oberkreide typischen „Capas Rojas", vor allem deutlich rote Mergel, auf-

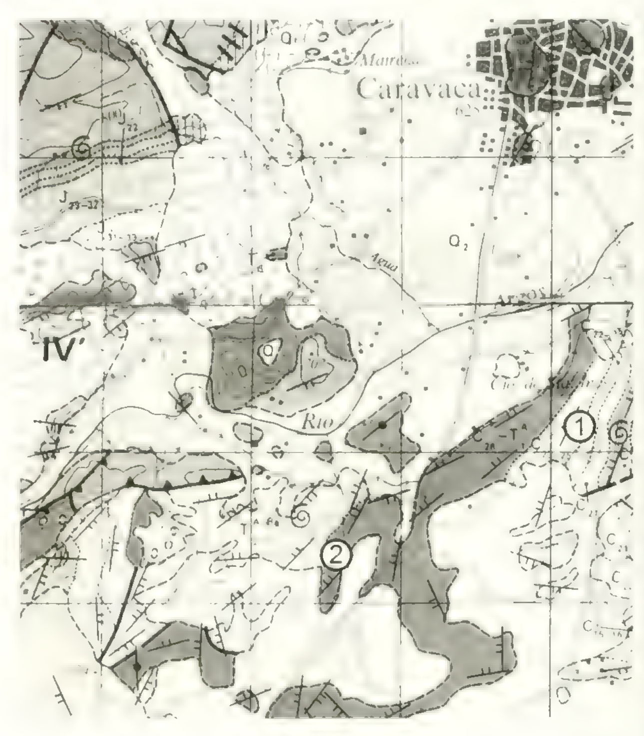


Abb. 30: Lage der Profile ① Cortijo de Sta. Ines (R: 760,2; H: 389,1) und ② Barranco del Gredero (R: 758,7; H: 388,4), Ausschnitt aus der Mapa Geólogica de España, Blatt Caravaca (910).

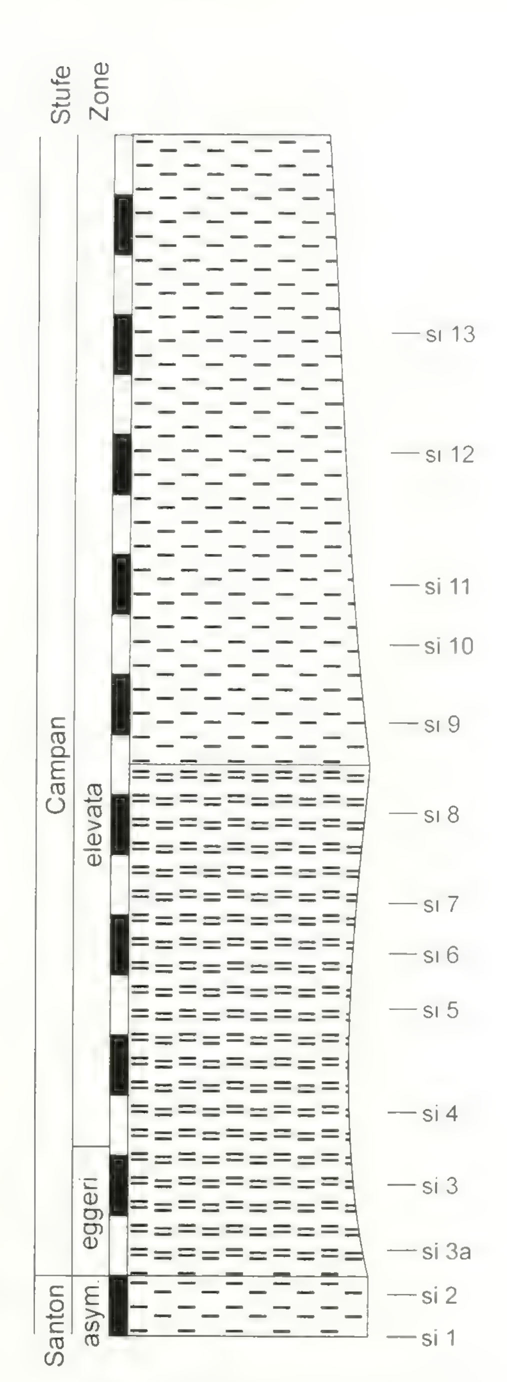


Abb. 31: Lithologisch-stratigraphisches Profil Cortijo de Sta. Ines (Legende siehe Anhang C).

geschlossen. Das Liegende bilden sehr helle, weißliche Mergel, die hellgrau verwittern. Das Hangende wird ebenfalls von hellen, weißen, bioturbierten Mergeln gebildet. Die Schichten fallen mit 55-60° nach Südosten ein.

Das Profil beginnt in der oberen *asymetrica*-Zone und endet in der *elevata*-Zone.

4.3.2.2 Stratigraphie und Planktonfauna

a) *asymetrica*-Zone

In der Planktonfauna überwiegt der Anteil der globotruncaniden Formen. Wichtige Arten, die das Bild der Fauna bestimmen, sind *Marginotruncana pseudolinneiana* Pessagno/ *Globotruncana linneiana* (d'Orbigny) und die in der oberen

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
40-60	25-40	44105	
97			3

Tab. 17 Verteilung der Foraminiferengruppen, *asymetrica*-Zone, Profil Cortijo de Sta. Ines.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
70-90	10-22	1-8	
98-99			1-2

Tab. 18: Verteilung der Foraminiferengruppen, *eggeri*-Zone, Profil Cortijo de Sta. Ines.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
65-96	3-30	1-20	
95-99			1-5

Tab. 19: Verteilung der Foraminiferengruppen, *elevata*-Zone, Profil Cortijo de Sta. Ines.

asymetrica-Zone einsetzende *Globotruncana arca* (Cushman). Häufig bis massenhaft tritt *Heterohelix globulosa* (Ehrenberg) auf. Charakteristisches Faunenelement ist jedoch die gemeinsam mit *Dicarinella asymetrica* (Sigal) auftretende *Sigalia decoratissima* (De Klasz), die weit häufiger auftritt als das Zonenleitfossil. Der Planktonanteil an der Foraminiferenfauna bewegt sich zwischen 97 und 100%.

b) *eggeri*-Zone

Der Anteil der Globotruncanen an der Planktonfauna steigt im Vergleich zur *asymetrica*-Zone noch weiter an, und liegt in der *eggeri*-Zone bei 70% bis 90%. Die Dominanz der *linneiana/pseudolinneiana*-Gruppe hält weiter an. Wesentlich ist das Einsetzen von *Globotruncanita elevata* (Brotzen). *Ventilabrella eggeri* Cushman tritt in den untersuchten Proben ebenfalls häufig auf.

c) *elevata*-Zone

Einen Höchstwert erreichen die Globotruncanen in der unteren *elevata*-Zone. Hier beträgt ihr Anteil über 90% der Planktonfauna (Probe SI 4). Dieser Anteil geht bis zum Ende des Profils wieder auf 50 bis 60% zurück. Kennzeichen der Planktonfauna ist die Vergesellschaftung von *Globotruncana linneiana* (d'Orbigny) mit *Globotruncana arca* (Cushman), *Globotruncanita elevata* (Brotzen) und *Rosita patelliformis* (Gandolfi). Die anderen Planktongruppen spielen im unteren und mittleren Teil des Profiles nur eine untergeordnete Rolle. Erst gegen Ende des Profils erreicht *Heterohelix globulosa* (Ehrenberg) wieder einen bedeutenderen Anteil.

4.3.3 Barranco del Gredero

Das Profil Barranco del Gredero schließt die unteren bis mittleren Einheiten der Jorquera-Formation ein und beschreibt den Übergang von der obersten Oberkreide in das Alttertiär. Das Profil befindet sich ca. 2 km südwestlich von Caravaca

Planktische Foram. / Probe	Sl 1	Sl 2	Sl 3a	Sl 3	Sl 4	Sl 5	Sl 6	Sl 7	Sl 8	Sl 9	Sl 10	Sl 11	Sl 12	Sl 13
A. blowi							●		·	●			◉	
A. cretacea			●	·		●	●	●	·	◉			◉	
H. delrioensis	◉													
H. holmdelensis		◉	●	●	·	●		●	●					
H. monmouthensis		●	●		·	●			·					
Ru. hexacamerata								·	●	◉				
Ru. macrocephala										●	·			
M. marginata		·	·	·										
M. pseudolinneiana	◉													
M. tarfayensis	●													
M. undulata	●	◉	●	·										
D. asymetrica	·													
G. arca	●	●	◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉		◉	
G. bulloides			·	·		●		●	●					
G. linneiana		■	●	■	■	◉	■	◉	◉	◉	◉		◉	
G. mariei			◉	◉	·	◉	◉		◉	●	·			
G. sp	●		●	◉	◉		●	●	●	●	●		·	
Gta. elevata			●	●	●	◉	◉	◉			·		◉	
Gta. stuartiformis			●	●	●	◉	◉	◉	◉	●	●		◉	
Ros. fornicata			●	◉	◉	◉	●	◉	●	●	◉			
Ros. patelliformis			◉	●	◉	●		●	·	●	●		◉	
Hx globulosa	■	◉	◉	●	●	●	◉	●	◉	◉	●		◉	
Hx planata		?	●						·	·				
Pst. elegans		●	·	·		●	◉	●	◉	●			◉	
S. decoratissima		●												
S. deflaensis		·												
V. eggeri	◉	●	◉	◉										
Zone	asymetrica		eggeri		elevata									

Tab. 20: Auftreten der einzelnen Arten planktischer Foraminiferen im Profil Cortijo de Sta. Ines (Legende siehe Anhang B).

und beginnt westlich der Straße nach Puebla de Don Fadrique, ca. 100 m nordöstlich der Firma Hierros del Noroeste. Es erstreckt sich von dort in nordwestlicher Richtung bis in den Barranco del Gredero.

4.3.3.1 Fazies

Aufgeschlossen ist hier der stratigraphische Bereich des Maastrichts. Die Oberkreide ist charakterisiert durch weiße, hellgrau verwitternde, bioturbierte (*Chondrites*), geringmächtige (bis 10 cm) Mergellagen, in die vereinzelt sandige Schüttungen eingeschaltet sind (vgl. Profil Sierra de la Puerta). Darüber folgen konkordant die feinlagigen, rosa- oder graufarbenen Mergelablagerungen des Daniums sowie Nummulitenkalke des Eozäns. Die Profilmächtigkeit beträgt ca. 110 m.

4.3.3.2 Stratigraphie und Planktonfauna

Aufgeschlossen sind die obersten Zonen der Oberkreide, *falsostuarti*-, *contusa*- und *fructicosa*-Zone.

Die Schlämmrückstände des gesamten Profils enthalten eine meist reiche, mäßig erhaltene Fauna überwiegend planktischer Foraminiferen. Der Plankton-Anteil liegt über 95%, z. T. sogar bei 99%.

Mit Beginn des Maastrichts setzt bei allen Planktongruppen eine starke Radiation ein, es entsteht eine Vielzahl neuer Arten. Prägend für die Plankton-Vergesellschaftung dieser Zone sind die neu auftretenden Arten.

a) falsostuarti-Zone

Die Planktonfauna ist gekennzeichnet durch das Auftreten der neuen Art *Planoglobulina multicamerata* (De Klasz) und durch das Erscheinen der einkieligen Globotruncanen *Globotruncana dupeublei* Caron, Gonzalez Donoso, Robaszynski & Wonders, *G. esnehensis* Nakkady und *G. insignis* Gandolfi. Charakteristisch für den Anteil der hedbergelliden Formen sind die neu auftretenden Gattungen *Globotruncanella* und *Rugoglobigerina*. Das Plankton/Benthos-Verhältnis bleibt wie in allen Profilen der Loma de Solana-Einheit hoch, der Planktonanteil liegt immer über 95%. Interessant ist der geringe Anteil globotruncanider Formen an der Planktonfauna, der im zeitlichen Verlauf der Zone 30% nicht überschreitet.

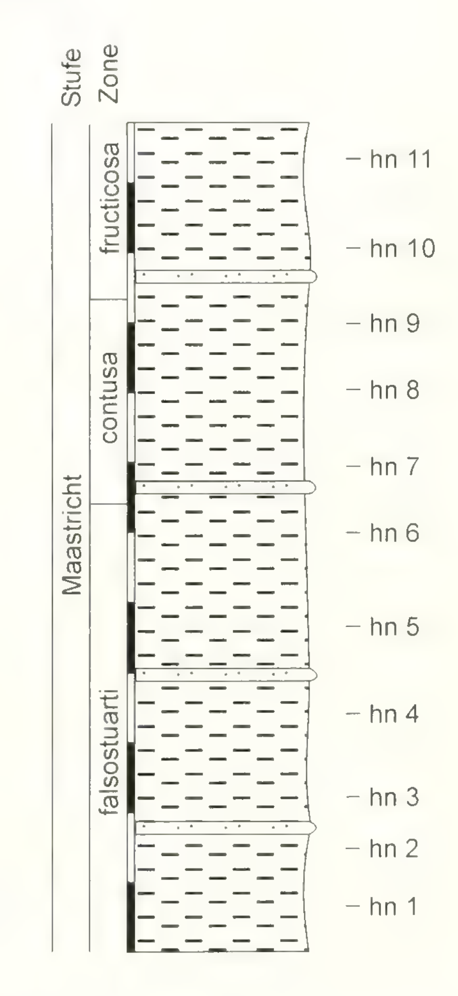


Abb. 32: Lithologisch-stratigraphisches Profil Barranco del Gredero (Legende siehe Anhang C).

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
20-30	40-60	10-30	
95-99			1-5

Tab. 21: Verteilung der Foraminiferengruppen, *falsostuarti*-Zone, Profil Barranco del Gredero.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
25-40	40-50	15-30	
98-100			<1-2

Tab. 22: Verteilung der Foraminiferengruppen, *contusa*-Zone, Profil Barranco del Gredero.

Plankton (%)			Benthos (%)
G (%)	H (%)	K (%)	
37	54	9	
98			2

Tab. 23: Verteilung der Foraminiferengruppen, *fructicosa*-Zone, Profil Barranco del Gredero.

b) contusa-Zone

Im Vergleich zur *falsostuarti*-Zone ändert sich die Faunenzusammensetzung kaum, typisch für die *contusa*-Zone ist aber das Einsetzen der *Rosita*-Arten *R. contusa* (CUSHMAN) und *R. walfischensis* (TODD). Im Vergleich zur *falsostuarti*-Zone nimmt aber der Anteil an globotruncaniden Arten wieder zu.

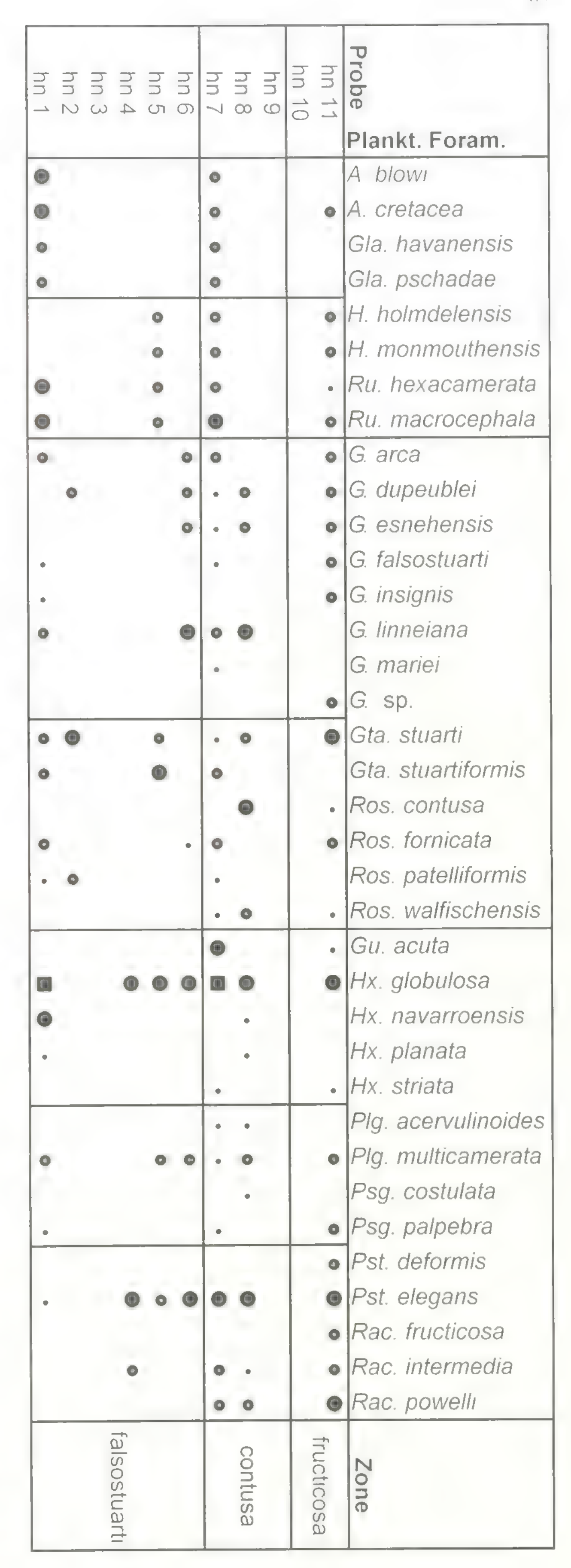
c) *fructicosa*-Zone

Diese Zone konnte nur in diesem Profil nachgewiesen werden. Zu den bekannten Arten kommt als Zonenleitart *Racemiguembelina fructicosa* (EGGER) hinzu.

4.4 ZUSAMMENFASSUNG DER PROFILBESCHREIBUNGEN

Die Untersuchung der acht Profile erlaubt eine durchgehende stratigraphische Zonierung mit Hilfe planktischer Foraminiferen. Die verschiedenen Ablagerungsbereiche Internes Präbetikum, Intermediäre Zone und Subbetikum weisen zu verschiedenen Zeiten pelagischen Einfluß auf, der sich durch mergelige Sedimentation und das Auftreten planktischer Foraminiferen ausdrückt.

Der pelagische Einfluß weitet sich im Verlauf der Oberkreide von Südwest nach Nordost aus. Während im Südwesten (Profile Sierra de la Puerta und Barranco den Cañada lengua) bereits in der unteren Oberkreide mergelige Sedimentation mit reichem Vorkommen planktischer Foraminiferen vorherrscht, findet sich im Nordosten eine rein pelagische Sedimentation erst ab dem oberen Santon (Profile Rincon de Cortes und Orxeta), bzw. sogar erst ab dem Campan (Profil Loma de Planes).



Tab. 24: Auftreten der einzelnen Arten planktischer Foraminiferen im Profil Barranco del Gredero (Legende siehe Anhang B).

Alle Profile der Intermediären Zone zeigen Einschaltungen turbiditischer Ablagerungen, die auf relative Küstennähe hinweisen. Diese Einschaltungen verschwinden in der höheren Oberkreide (Campan und Maastricht) jedoch fast vollständig. Daraus, und aus dem Auftreten der typischen Capas Rojas-Sedimentation auch in den Profilen der Intermediären Zone, kann auch auf zunehmenden pelagischen Einfluß geschlossen werden, der nicht nur, wie oben beschrieben, von Südwest nach Nordost zunimmt, sondern auch von Südost nach Nordwest. Dieser zunehmend pelagische Einfluß erreicht die Intermediäre Zone ab dem unteren Campan und greift im höheren Maastricht sogar auf einzelne Bereiche des Internen Präbetikums über (Profil Sierra de Salinas).

5. PALÖKOLOGIE

Die bekannten Modelle, welche Foraminiferen-Vergesellschaftungen bzw. die daraus resultierenden palökologischen oder paläogeographischen Verhältnisse beschreiben, berücksichtigen planktische Foraminiferen entweder überhaupt nicht (z. B. Brouwer 1965, Murray 1973) oder nur untergeordnet (z. B. Stehli 1966). Das Stehli-Modell (Vergleich von Sandschalern, Kalkschalern und Planktonten), in das immerhin das für paläobathymetrische Aussagen wichtige Plankton/Benthos-Verhältnis eingeht, läßt sich dabei nur in neritischen bis oberen bathyalen Bereichen verwenden. Als maximale Wassertiefe werden dabei ca. 500 Fuß (Bandy, 1956) angegeben. Bei Planktonanteilen von mehr als 80% wird die Auflösung sehr gering, da sich die Probenpunkte im „Planktoneck" konzentrieren. Für rein pelagische bzw. ozeanische Verhältnisse mit sehr hohen Planktonanteilen benötigt man jedoch Modelle, die nur planktische Foraminiferen berücksichtigen. Einen Ansatz dazu liefert das Modell von Sliter (1972).

Heterohelicidae/Hedbergellidae
Globotruncanidae
Schelf
Hang

Abb. 33: Toleranzmodell von Sliter (1972).

Sliter (1972) unterscheidet eine bathyale Globotruncanen-Vergesellschaftung von einer, einem neritischen environment toleranter gegenüberstehenden Heteroheliciden-Hedbergelliden-Vergesellschaftung. Da Heteroheliciden und Hedbergelliden aber nicht nur auf flachere marine Bereiche beschränkt sind, werden die Verteilungsmuster planktischer Foraminiferen mit einem Toleranz-Vertikalverteilungsmodell erklärt (Abb. 33).

Eicher & Worstell (1970) weisen für das Cenoman und Turon nach, daß *Heterohelix*- und *Hedbergella*-Arten während einer marinen Transgression zuerst auftreten und während einer Regression zuletzt verschwinden. Caron & Homewood (1983) zeigen, daß die Gehäuseform planktischer Foraminiferen abhängig ist von der Wassertiefe (Abb. 34).

Aus den oben genannten Modellen ergibt sich folgendes Bild: Zu- oder Abnahmen der Wassertiefe, also Trans- und Regressionen, spiegeln sich in Veränderungen der Vergesellschaftungen planktischer Foraminiferen wieder. Bei einer Trans-

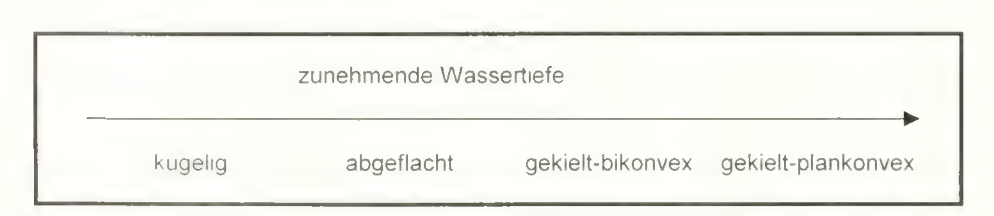


Abb. 34: Abhängigkeit der Gehäuseform von der Wassertiefe (nach Caron & Homewood 1983).

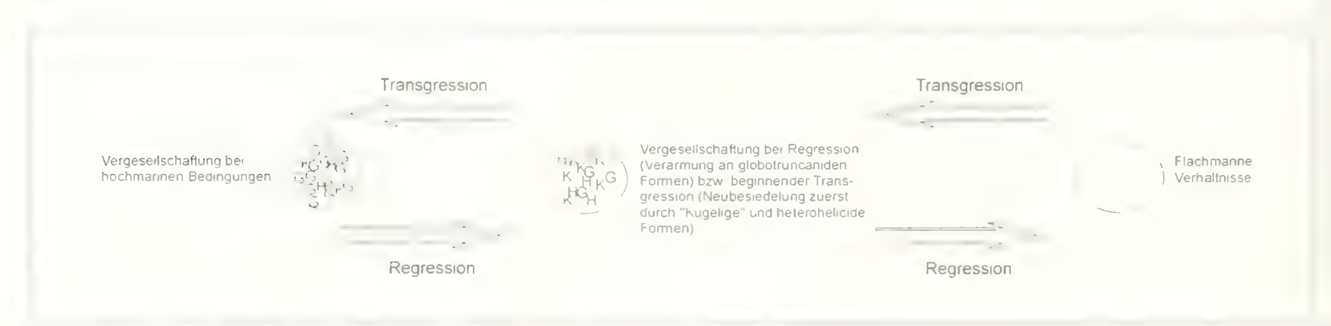


Abb. 35: Auswirkungen von Trans- und Regressionen auf oberkretazische Planktonvergesellschaftungen.

gression nimmt der Anteil gekielter (G) planktischer Foraminiferen zu, hedbergellide (K) und heterohelicide (H) Formen treten zurück. Umgekehrt verhält es sich im Falle einer Regression (Abb. 35).

5.1 CENOMANIAN/TURONIAN-BOUNDARY-EVENT (CTBE)

Die Veränderungen in den Vergesellschaftungen planktischer Foraminiferen im Bereich der Cenoman/Turon-Grenze wurden von verschiedenen Autoren beschrieben (z. B. Hart 1980, Caron & Homewood 1983, Leckie 1985, 1989). Allen Untersuchungen gemein ist naturgemäß das Aussterben der Rotaliporen zu Beginn des CTBE und das Einsetzen der Marginotruncanen am Ende des CTBE. Es gibt jedoch Gattungen gekielter planktischer Foraminiferen, die das CTBE überleben: Praeglobotruncanen und Dicarinellen. Die Arten dieser Gattungen erreichen z. T. in den von diesen Autoren beschriebenen Profilen große Anteile. Der Vergleich mit den Kurven anderer Autoren (Caron 1985; Frush & Eicher 1975, Leckie 1985; Atlas...1 1979) bestätigt dieses Bild, nicht an allen Lokalitäten muß die Diversität der gekielten planktischen Foraminiferen zwangsläufig abnehmen.

Im Zusammenhang mit dem Einfluß von Events auf Planktonvergesellschaftungen stellt sich die Frage: Wie ist ein Ozeanisches Anoxisches Event (OAE) im Vergleich mit Trans- oder Regressionen zu bewerten?

Wenn man die Diversitätskurven des Profils Barranco de Cañada lengua betrachtet (Abb. 36-38), ist zu erkennen, daß die Diversität der gekielten Planktonten nur unwesentlich abnimmt, obwohl Rotaliporen und Marginotruncanen fehlen. Innerhalb der Gattungen, die das CTBE „überleben", dominieren Arten mit geblähten Kammern und reduzierten Kielen [*Dicarinella hagni* (Scheibnerova) und *D. imbricata* (Mornod)] oder gekielt-bikonvexe Arten [*Praeglobotruncana stephani* (Gandolfi) und *Praeglobotruncana turbinata* (Reichel)]. Dies steht im Einklang mit dem Modell von Caron & Homewood (1983).

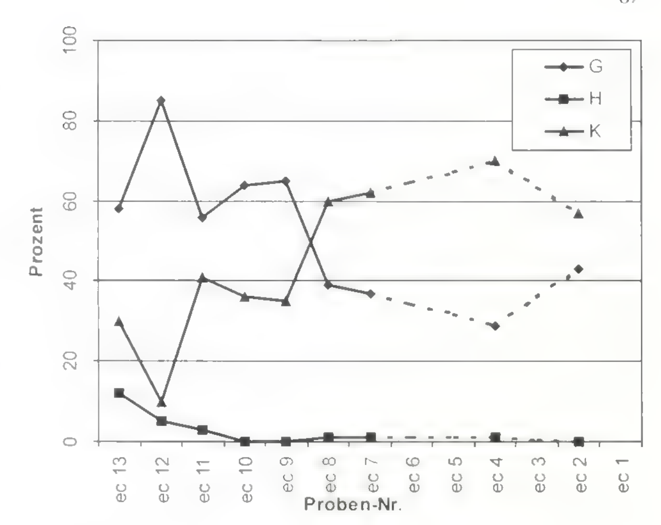


Abb. 36: Verteilung der Planktongruppen, Profil Barranco de Cañada lengua.

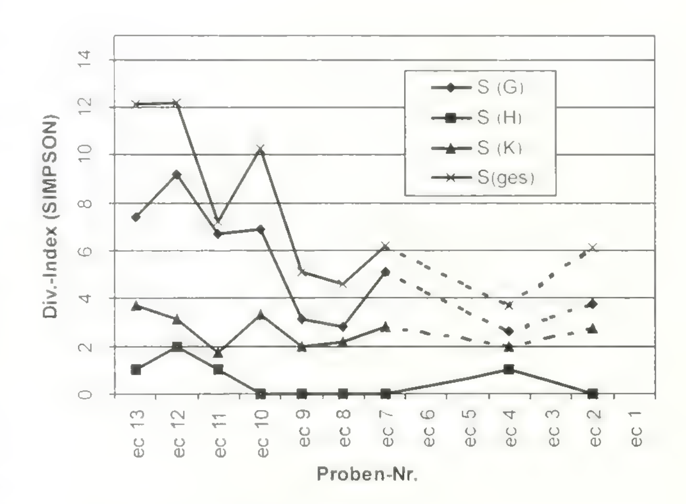


Abb. 37: Entwicklung der Diversitätsindizes nach Simpson (1949), Profil Barranco de Cañada lengua.

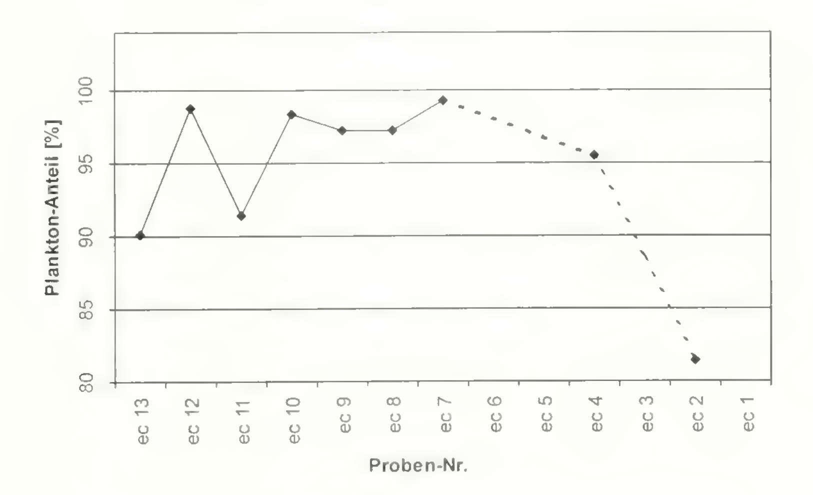


Abb. 38: Veränderung des Planktonanteils bezüglich der gesamten Foraminiferenfauna, Profil Barranco de Cañada lengua.

5.2 CAPAS ROJAS-EVENT

Den Zusammenhang zwischen dem Anstieg des Meeresspiegels und der Veränderung der Planktonfauna zeigen die Kurven des Profils Cortijo de Sta. Ines (Abb. 39-41). Im Verlauf von der *asymetrica*- über die *eggeri*- bis in die *elevata*-Zone nimmt der Anteil der gekielten planktischen Foraminiferen leicht zu, wohingegen die Anteile von hedbergelliden und heterohelíciden Formen etwas abnehmen. Genauso nimmt die Diversität der gekielten Planktonten zu, wohingegen die Diversität der anderen beiden Gruppen abnimmt. Der Anteil gekielter Planktonforaminiferen an der Planktonfauna nimmt also mit steigender Wassertiefe bzw. „pelagischeren" Bedingungen zu, der der anderen Gruppen hingegen ab. Bei sinkender Wassertiefe verhält es sich genau umgekehrt (Abb. 42).

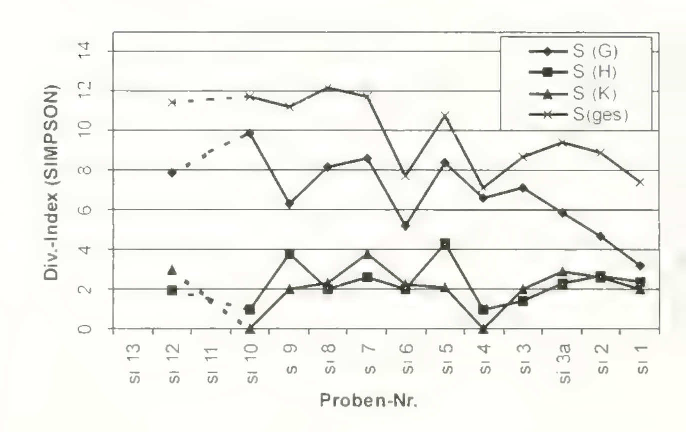


Abb. 40: Entwicklung der Diversitätsindizes nach SIMPSON (1949), Profil Cortijo de Sta. Ines.

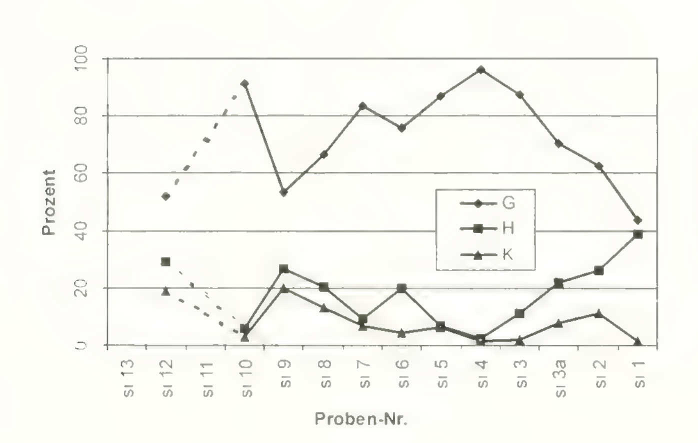


Abb. 39: Verteilung der Planktongruppen, Profil Cortijo de Sta. Ines.

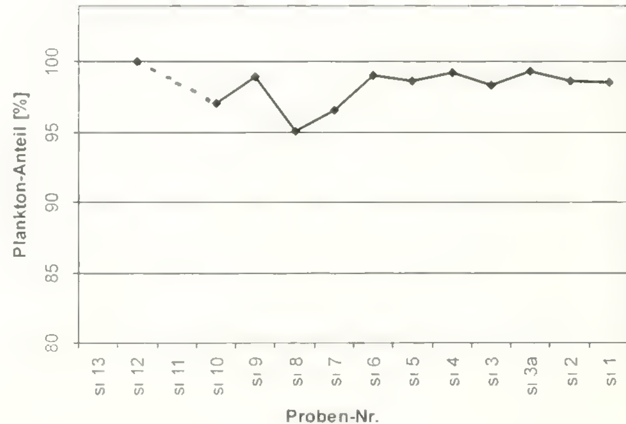


Abb. 41: Entwicklung des Planktonanteils bezüglich der gesamten Foraminiferenfauna, Profil Cortijo de Sta. Ines.

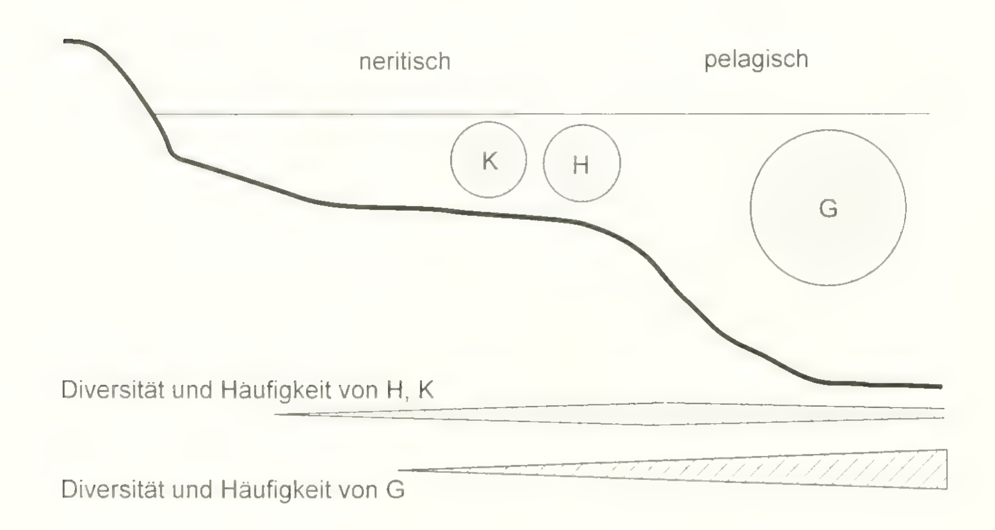


Abb. 42: Entwicklung der Diversitäten der Planktongruppen. Die Kreise zeigen die Dominanz verschiedener Planktongruppen in Abhängigkeit vom Lebensraum.

5.3 PLANKTON/BENTHOS-VERHÄLTNIS

Bei palökologischen Untersuchungen spielt das P/B-Verhältnis immer eine gewisse Rolle, da es einen ersten Anhaltspunkt für Veränderungen in der Wassertiefe liefert. Erste Untersuchungen über das P/B-Verhältnis wurden in den 50-er Jahren durchgeführt (GRIMSDALE & MORKHOVEN 1956).

Die Kurven der Planktonanteile zeigen, daß das P/B-Verhältnis in den bearbeiteten Profilen des Subbetikums konstant hoch bleibt. Der Anteil der planktischen Foraminiferen erreicht z. T. sogar fast 100%. Er wird von den beobachteten Meeresspiegelschwankungen also nicht tangiert.

Im Bereich des Betic Seaway können drei Faktoren angenommen werden:

1) Veränderte Strömungsverhältnisse können die Produktivitätsrate des Planktons beeinflussen (vgl. LYNTS 1971).

2) Das Auftreten erhöhter Plankton-Konzentrationen bei optimalen Lebensbedingungen (vgl. POKORNY 1958).

3) Bei euxinischen Bedingungen (vgl. CTBE) steigt der Planktonanteil auf 100%.

Das Beispiel der untersuchten Profile verdeutlicht, daß allein mit dem P/B-Verhältnis keine zuverlässigen Aussagen über Veränderungen der Wassertiefe gemacht werden können. Jedoch können mit Untersuchungen über Veränderungen der Anteile der Planktongruppen auch in pelagischen Sedimenten relative Aussagen über die Veränderungen der Wassertiefe gemacht werden.

5.4 ZUSAMMENFASSUNG DER PALÖKOLOGISCHEN ERGEBNISSE

Es wird deutlich, daß die Entwicklung der oberkretazischen planktischen Foraminiferen in engem Zusammenhang mit dem Auftreten von Events steht. Verschiedene Events haben jedoch verschiedene Auswirkungen. Während sich das CTBE hauptsächlich auf die Gruppe der gekielten planktischen Foraminiferen auswirkt, haben Trans- und Regressionen Einfluß auf die gesamte Fauna planktischer Foraminiferen. Die Diversitäts- und Verteilungskurven machen diese Auswirkungen deutlich.

Diese Ergebnisse zeigen, daß das CTBE die Plankton-Vergesellschaftung in ähnlicher Weise beeinflußt wie eine Regression. Es hat jedoch kaum Einfluß auf die dem neritischen Environment toleranter gegenüberstehenden hedbergelliden Formen (Heterohelíciden noch kaum vorhanden). Die Auswirkungen des CTBE beschränken sich auf die pelagische Verhältnisse bevorzugenden gekielten planktischen Foraminiferen.

6. KORRELATION DER EVENTS IN DER SÜDOSTSPANISCHEN OBERKREIDE

In diesem Kapitel sollen die Ergebnisse stratigraphischer, mikropaläontologischer und palökologischer Art verknüpft werden, um eine möglichst vollständige Aussage über die Einflüsse der verschiedenen Events in den einzelnen Ablagerungsbereichen zu bekommen.

6.1 GLOBALE ZUSAMMENHÄNGE

a) Globale Transgressionen

Während der Oberkreide steigt der Meeresspiegel ausgehend vom Alb, wo er etwa heutiges Niveau hatte, bis zum Maastricht um ca. 650 m an (HANCOCK & KAUFFMAN 1979). Die Untersuchungen der genannten Autoren zeigen, daß sich dieser Meeresspiegelanstieg in mehreren Schüben, im späten Alb, frühen Turon, frühen Coniac, mittleren Santon und späten Campan ereignet, und diese einzelnen Transgressionen weltweit korrelierbar sind. Bedeutend für die Korrelationen ist die Unterscheidung zwischen eustatischen Meeresspiegelschwankungen und lokaler Tektonik. Wenn in verschiedenen, entfernt voneinander gelegenen Ablagerungsbereichen oder verschiedenen Faziesbereichen Transgressionen zeitlich korreliert werden können, kann davon ausgegangen werden, daß die lokal erkennbare Transgression überregionale, eustatische Ursachen hat.

b) Ozeanische Anoxische Events (OAEs)

Organische, kohlenstoffreiche Sedimente sind weltweit anzutreffen in pelagischen sedimentären Abfolgen des Apt-Alb und am Übergang Cenoman-Turon (Cenomanian/Turonian-Boundary-Event, CTBE). Vor allem das CTBE tritt in verschiedenen Ablagerungsbereichen auf, in den Erhebungen und Plateaus des Pazifik, in den die Tethys begrenzenden Kontinentalrändern sowie dem flachen Schelf Nordost-Europas (SCHLANGER & JENKYNS 1976).

Ausgelöst werden diese Events einerseits durch ein global gleichmäßiges, warmes Klima, das den Zufluß kalten, sauerstoffreichen Tiefenwassers in die höheren Bereiche der Ozeane hemmt, und andererseits durch die starken Transgressionen, die den Bereich flacher neritischer Bereiche deutlich ausdehnen und in denen es dann zu einem deutlichen Anstieg der Produktion organischen Kohlenstoffs kommt.

Die Dauer des CTBE wird auf 0,3 bis 1 Ma geschätzt (BRUMSACK 1992) und ereignete sich vor 90,5 bis 91,5 Ma (HARLAND et al. 1982) bzw. 92 Ma (HAQ et al. 1987)

c) Paläogeographie und Tektonik des Westmediterranraums

Von der Obertrias bis ins mittlere Tertiär bilden „Betic Seaway" und „Mauretanian Seaway" die Verbindung zwischen Tethys und zentralem Nordatlantik (REICHERTER 1994: 91). Die

untersuchten Profile am Südrand der Iberischen Halbinsel liegen im Bereich des Betic Seaways. Im Mesozoikum sind in dieser Zone drei verschiedene großtektonische Entwicklungen feststellbar:

a) Riftstadium, von mittlerer Trias bis in den oberen Jura, mit einem abrupten Übergang in ein

b) transpressiv-transtensives Stadium an der Jura/Kreide-Grenze. Dieses führt während der mittleren Kreide zur Bildung verschiedener pull-apart-Becken entlang der Beckenachse im Betic Seaway. In der Oberkreide geht dieses Stadium in eine

c) Kompressionsphase über. Die ersten Kompressions-Events liegen im zeitlichen Bereich von ca. 80 Ma vor heute (DE JONG 1990, fide REICHERTER 1994: 99).

6.2 KORRELIERBARE EVENTS IN DER SÜDOSTSPANISCHEN OBERKREIDE

a) Cenoman

Die Präbetische Zone wird fast ausschließlich von dolomitisierten, offenmarinen Plattformkarbonaten bedeckt. Die Subsidenz innerhalb der Intermediären Zone wird aufgefüllt, es kommt zur Ablagerung pelagischer Mergel (Rotaliporen, Profil Sierra de la Puerta) und Kalke (Calcisphaeren, Profile Loma de Planes, Rincon de Cortes). In der subbetischen Zone kommen nur pelagische Mergel zur Ablagerung (Profil Barranco de Cañada lengua). Triassische Komplexe werden z. T. als Olisthostrome in Beckenbereiche verschoben (COMAS 1978). Dies zeigt sich im Profil Barranco de Cañada lengua im Übergangsbereich *brotzeni-/cushmani*-Zone.

b) Cenomanian/Turonian-Boundary-Event

Das CTBE macht sich in allen Profilen der Intermediären Zone und des Subbetikums bemerkbar. Lithologisch in tieferen Bereichen durch das Auftreten von black shales und Hornsteinkalken im untersten Turon (vgl. Profil Barranco de Cañada lengua), in der Intermediären Zone durch die Änderungen in der Faunenzusammensetzung. Das charakteristische Fehlen von Rotaliporen und Marginotruncanen kennzeichnet auch hier den Cenoman/Turon-Grenzbereich.

c) Santon

In einigen Profilen ist das Santon charakterisiert durch olistosthromartige Einschaltungen in die mergelige Sedimentation, so in den Profilen Sierra de la Puerta und Loma de Planes. Deshalb können das gesamte Santon oder einzelne Biozonen oft nicht nachgewiesen werden.

d) Santon/Campan-Grenzbereich

Am Übergangsbereich Santon/Campan kommt es in den Profilen des Subbetikums und der Intermediären Zone in der südostspanischen Oberkreide zur Ausbildung der sogenannten Capas Rojas-Fazies, einer pelagischen Sedimentation mit z. T. reichlich enthaltenen planktischen Foraminiferen. Ausgelöst wird diese Sedimentationsphase durch eine Phase tektonischer Ruhe im Übergangsbereich vom transpressiv-transgressiven tektonischen Stadium in das kompressive tektonische Stadium (siehe Einleitung zu diesem Kapitel). Im

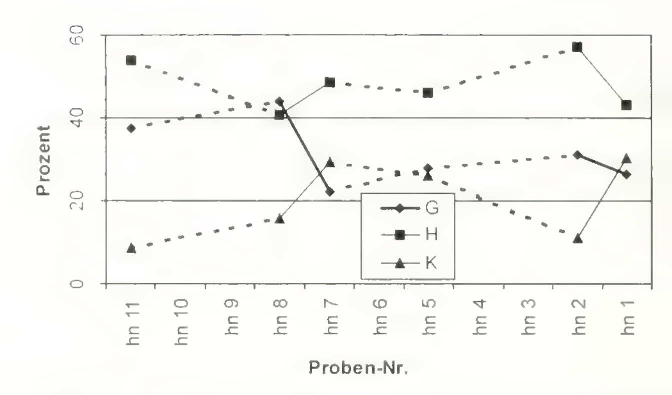


Abb. 43: Verteilung der Planktongruppen, Profil Barranco de Cañada lengua.

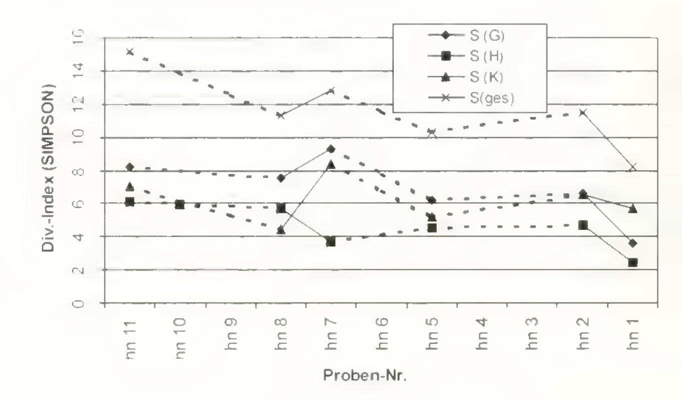


Abb. 44: Entwicklung der Diversitätsindizes nach SIMPSON (1949), Profil Barranco de Cañada lengua.

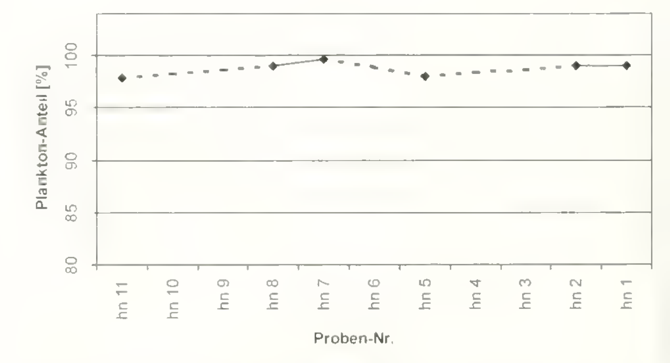


Abb. 45: Entwicklung des Planktonanteils bezüglich der gesamten Foraminiferenfauna, Profil Barranco de Cañada lengua.

Osten der betischen Kordillere setzt die Capas Rojas-Entwicklung erst mit Beginn des Campans ein. In den im Westen gelegenen Arbeitsgebieten von REICHERTER (1994) und in einigen Profilen geht das Einsetzen der Capas Rojas-Sedimentation einher mit Einschaltungen monomikter Konglomerate mit z. T. mehr als 10 cm großen Komponenten (Profil Rincon de Cortes).

e) Maastricht-Transgression

Die Maastricht-Transgression wirkt sich mit pelagischer Sedimentation bis in die Zone des Internen Präbetikums aus (Profil Sierra de Salinas).

Dem allgemeinen Trend entgegen steht die Entwicklung im Profil Barranco del Gredero (Abb. 43-45). Die Zusammensetzung der planktischen Fauna, insbesondere zu Beginn des Maastricht, weist auf eine Verflachung des Sedimentationsraumes hin. Im Vergleich zu den älteren Biozonen nimmt der Anteil der hochpelagischen Globotruncanen an der Planktonfauna ab, zusätzlich werden sandige Sedimente geschüttet.

Dieser gegensätzliche Trend beginnt im höheren Campan und erreicht seinen Höhepunkt im unteren Maastricht, dann erfolgt die Entwicklung wieder konform mit dem allgemeinen Transgressionstrend (Abb. 44: Entwicklung der Diversitätsindizes erreicht Höhepunkt am Ende des Maastrichts).

Dieselbe Entwicklung zeigt das Profil Sierra de la Puerta. Auch hier weist die sedimentologische Entwicklung mit den Einschaltungen sandiger Schüttungen auf regressive Tendenzen hin, die gegensätzlich zur überregionalen Entwicklung verlaufen. Ursache für diese regional begrenzte Entwicklung muß die immer noch bemerkbare Aktivität der alten Transformstörungen der transpressiv-transtensiven Phase sein, die relativ schnelle lokale Hebungen oder Senkungen ermöglichen kann.

Die Maastricht-Transgression mit pelagischem Einfluß und dem Auftreten planktischer Foraminiferen ist auch in den von verschiedenen Autoren bearbeiteten oberkretazischen Profilen des Internen Präbetikums nachweisbar, so in den von WILKI (1988) bearbeiteten Profilen XXI (Castalla), XXII (Casa de Pelicer, Castalla), XXIV (Racó Veil) und XXV (Ibi). Eine Kalk-Mergel-Wechselfolge mit pelagischen Mikrofossilien über der Fm. Caliza de Jaen weisen COMPANY et al. (1982) für das ebenfalls im Internen Präbetikum gelegene Oberkreideprofil der Sierra de Aixorta nach.

Die Intermediäre Zone, zwischen Präbetikum und Subbetikum gelegen, ist naturgemäß als Anzeiger neritischer bzw. pelagischer Einflüsse prädestiniert. In den untersuchten Profilen Sierra de la Puerta, Loma de Planes, Rincon de Cortes und Orxeta wird die seit dem Campan bestehende pelagische Sedimentation fortgeführt, nur das Profil Sierra de la Puerta zeigt aufgrund des lithologischen Befundes mit dem Auftreten von kalkarenitischen Schüttungen regressive Tendenzen mit Einfluß aus dem neritischen Bereich.

6.3 ZUSAMMENFASSUNG DER EVENT-KORRELATION

Im Kapitel „Korrelation der Oberkreide-Events" werden die auftretenden Events, Transgressionen und OAEs (CTBE) korreliert und den unterschiedlichen Sedimentationsräumen zugeordnet. Dabei zeigt sich, daß sich auch die kleinräumigen, tektonisch bedingten Meeresspiegelschwankungen mit planktischen Foraminiferen auflösen lassen. Darüberhinaus lassen sich durch Untersuchungen der Planktongruppen auch bei Fehlen lithologischer Unterschiede in Profilabfolgen Events nachweisen.

DANKSAGUNG

Ein herzlicher, aufrichtiger Dank gilt Herrn Prof. Dr. D. HERM, für die Betreuung vorliegender Arbeit, seine Unterstützung in wissenschaftlichen Fragen, sowie sein offenes Ohr in privaten Dingen.

Ich danke Herrn Prof. Dr. R. HÖFLING für seine stete Bereitschaft wissenschaftliche Anregungen zu geben, für wertvolle Diskussionen, für den gewährten Zugang zu privater Literatur und für unvergeßliche gemeinsame Tage in Spanien.

Besonderer Dank gilt meinem Freund und Kollege Dipl. Geol. S. GOTZ für sehr viele fachliche und freundschaftliche Gespräche, Hilfsbereitschaft und konstruktiv-kritische Diskussionen.

Für manch hilfreichen Denkanstoß möchte ich mich bei Dipl. Geol. R. HUBER und Dipl. Geol. P. NEUMANN bedanken.

Außerdem möchte ich mich bei Herrn G. BERGMEIER und Frau M. LACHNER für die Hilfsbereitschaft bezüglich phototechnischer Probleme bedanken.

Auch bedanke ich mich bei Frau R. LIEBREICH für die Einweisung und die schnelle Lösung von Problemen am REM.

Vielen Dank an Frau G. WINDMAIER, die die Erstfassung der Tafeln erstellte und mich moralisch unterstützt hat.

Großer Dank gebührt meiner Familie, die mich während der Zeit der Entstehung dieser Arbeit ideell und finanziell unterstützt hat.

Nicht zuletzt gilt mein Dank der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die diese Arbeit finanziell gefördert hat (Projekt He 642/44).

7. LITERATUR

ABIATH, M. (1975): Stratigraphische und mikropaläontologische Untersuchung der Kreide (Alttertiär Grenze im Barranco del Gredero (Caravaca, Murcia SE-Spanien). – Unveröff. Diss. TU Berlin, **D 83**: 174 S., 9 Abb., 4 Tab., 11 Taf.; Berlin.

ALMOGI-LABIN, A., REISS, Z. & CARON, M. (1986): Senonian Globotruncanidae from Israel. – Eclogae geol. Helv., **79** (3): 849-895, 11 Taf.; Basel.

ATLAS...1 (1979): Atlas de foraminifères planctoniques du Crétacé moyen (Mer boréale et tethys). Première partie. – Cah. Micropaléont., **1979** (1): 1-185, 6 Abb., 1 Tab., Taf. 1-39; Paris.

ATLAS...2 (1979): Atlas de foraminifères planctoniques du Crétacé moyen (Mer boréale et tethys). Deuxième partie. – Cah. Micropaléont., **1979** (2): 1-181, Taf. 40-80; Paris.

AZEMA, J. (1966): Géologie des confins des provinces d'Alicante et de Murcie (Espagne). – Bull. Soc. géol. France, (7), **7**: 80-86; Paris.

– – (1972): Nouvelles données sur le Crétacé prébétique entre Cieza et Salinas (Provinces d'Alicante et de Murcie, Espagne). – Bull. Soc. Géol. France, (7), **14**: 110-120, 6 Abb.; Paris.

AZEMA, J., FOUCAULT, A., FOURCADE, E. & CHAMPETIER, Y. (1975): Le Crétacé dans la partie orientale des zones externes des Cordillères béthiques. „I. Essai de Coordination". – Trabajos de Congresos y Reuniones, (7), **1**: 159-217; Madrid.

BANDY, O. L. (1956): Ecology of Foraminifera in Northeastern Gulf of Mexico. – Geol. Surv. Prof. Pap., **274-G**: 179-204, Abb. 25-28, Tab. 1-4, Taf. 29-31; Washington, D. C.

– – (1967): Cretaceous planktonic foraminiferal zonation. – Micropaleont., **13** (1): 1-31, 13 Abb., 1 Tab.; New York.

BANNER, F. T. & BLOW, W. H. (1960): Some primary types of species belonging to the superfamily Globigerinaceae. – Contr. Cushman Found. Foram. Res., **11** (1): 1-41, 8 Taf.; Ithaca.

BARR, F. T. (1972): Cretaceous biostratigraphy and planktonic foraminifera of Libya. – Micropaleont., **18** (1):1-46; 10 Taf.; New York.

BERGGREN, W. A. (1962): Some planktonic Foraminifera from the Maestrichtian and type Danian stages of Southern Scandinavia. – Stockholm Contr. Geol., **9** (1): 1-106, Abb. 1-14, Taf. 1-14; Stockholm.

BERTRAND, M. & KILIAN, W. (1889): Etudes sur les terrains secondaires et tertiaires dans les provinces de Grenada et de Malaga. – In: Mission d'Andalousie. – Mém. Ac. Sc. France, **30** (2): 337-599; Paris.

BLUMENTHAL, M. M. (1927): Versuch einer tektonischen Gliederung der betischen Cordilleren von Central- und Südwest-Andalusien. – Eclogae geol. Helv., **20**: 487-532; Basel.

BOLLI, H. M. (1945): Zur Stratigraphie der Oberen Kreide in den höheren helvetischen Decken. – Eclogae. geol. Helv., **37** (2): 217-328, 6 Abb., 3 Tab., Taf. 9; Basel.

BOLLI, H. M., LOEBLICH, A. R. & TAPPAN, H. (1957): Planktonic foraminiferal families Hantkeninidae, Orbulinidae, Globorotaliidae and Globotruncanidae. – Bull. U. S. Nat. Mus., **215**: 3-50, Abb. 1-9, Taf. 1-11; Washington, D. C.

BRONNIMANN, P. (1952): Globigerinidae from the Upper Cretaceous (Cenomanian-Maestrichtian) of Trinidad, B. W. I. – Bull. Amer. Paleont., **34**: 1-71, 30 Abb., Taf. 1-4; Ithaca.

BRONNIMANN, P. & BROWN, N. K. (1953): Observations on some planktonic Heterohelicidae from the Upper Cretaceous of Cuba. – Contr. Cushm. Found. Foram. Res., **4** (4): 150-156, 14 Abb.; Washington.

– – (1955): Taxonomy of the Globotruncanidae. – Eclogae geol. Helv., **48**: 503-561, 24 Abb., Taf. 20-42; Basel.

BRONNIMANN, P. & RIGASSI, D. (1963): Contribution to the geology and paleontology of the area of the city of La Habna, Cuba, and its surroundings. – Eclogae geol. Helv., **56** (1): 13-490, Taf. 1-26; Basel.

BROTZEN, F. (1934): Foraminiferen aus dem Senon Palästinas. – Z. dt. Palästina Ver., **57**: 28-72, 1 Tab., Taf. 1-4; Leipzig.

– – (1942): Die Foraminiferengattung *Gavelinella* nov. gen. und die Systematik der Rotaliiformes. – Sver. geol. unders., Arsbok **36**, (8): 1-60, 18 Abb., 1 Taf.; Stockholm.

BROUWER, J. (1965): Agglutinated foraminiferal faunas from some turbidity sequences. – Proc. Kon. ned. Akad. Wetensch., B, **68**: 309-334, 4 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Amsterdam.

BROWN, N. K. (1969): Heterohelicidae CUSHMAN, 1927, amended, a Cretaceous planktonic foraminiferal family. – Proc. 1st Internat. Conf. Plankt. Microfoss., **2**: 21-67, 15 Abb., 1 Tab., 4 Taf.; Leiden (Brill).

BRUMSACK, H. J. (1992): Depositional environment of Cenomanian/Turonian black shales. – 5th Int. Conference on Global Bioevents 1992, Abstract Volume: 24-26; Göttingen.

BUSNARDO, R., CHAMPETIER, Y., FOURCADE, E. & MOULLADE, M. (1968): Étude stratigraphique des faciès à Orbitolinides et à Rudistes de la Sierra Mariola (Province d'Alicante, Espagne). – Geobios, **1**: 165-185, 2 Abb., 3 Tab.; Lyon.

BUTT, A. A. & HERM, D. (1978): Paleo-oceanographic Aspects of the Upper Cretaceous Geosynclinal Sediments of the Eastern Alps. – In: CLOSS, H., ROEDER, D. & SCHMIDT, K. (Eds.): Alps, Apennines, Hellenides. – Inter-Union com. Geodynamics, Sc. Rep., **38**: 87-95, 2 Abb; Stuttgart (Schweizerbart).

CANUDO, J., KELLER, I. & MOLINA, E. (1991): Cretaceous/Tertiary boundary extinction pattern and faunal turnover at Agost and Caravaca, S. E. Spain. – Marine Micropaleont., **17** (3-4): 319-341; Amsterdam.

CARON, M. (1972): Planktonic Foraminifera from the Upper Cretaceous of Site 98, LEG 11, DSDP. – Initial Reports DSDP, **11**: 551-559, Abb. 1-3, Taf. 1-2; Washington.

– – (1976): Révision des types de Foraminifères planctoniques décrits dans la region du Montsalvens (Préalpes fribourgoises). – Eclogae geol. Helv., **69** (2): 327-333, 3 Abb., 5 Taf.; Basel.

– – (1985): Cretaceous planktic foraminifera. – In: BOLLI, H. M., SAUNDERS, J. B. & PERCH-NIELSEN, K.: Plankton Stratigraphy: 17-86, 37 Abb.; Cambridge (Cambridge University Press).

CARON, M. & HOMEWOOD, P. (1983): Evolution of early planktonic foraminifers. – Marine Micropaleont., **7** (6): 453-462, 7 Abb.; Amsterdam.

CARON, M. & LUTERBACHER, H. P. (1969): On some type specimens of Cretaceous planktonic foraminifera. – Contr. Cushman Found. Foram. Res., **20** (1): 23-29, 1 Abb., Taf. 7-9; Sharon.

CARSEY, D. O. (1926): Foraminifera of the Cretaceous of Central Texas. – Univ. Texas, Bull., **2612**: 1-56, Taf. 1-8; Austin.

CHAMPETIER, Y. (1972): Le Prébetique et l'Ibérique côtiers dans le Sud de la Province de Valence et le Nord de la Province d'Alicante (Espagne). – Sciences de la Terre, Mémoire No. **24**, 170 S., 55 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Nancy.

CHIVELET, J. M. (1990): El Cretacico superior del prebetico externo en el norte de Yecla (Murcia). – Estudios Geol., **46**: 111-121; Madrid.

CITA, M. B. (1948): Ricerche stratigrafiche e micropaleontologiche sul Cretacico e sull' Eocene di Tignale (Lago di Garda). – Riv. Ital. Paleont. Strat., **54** (4): 143-169, Taf. 3-4; Mailand.

COMAS, M. C. (1978): Sobre la geología de los Montes Orientales: Sedimentation y evolución paleogeográfica desde el Jurasico al Mioceno inferior (Zona Subbética, Andalucia). – Thesis Univ. Bilbao, 323 S.; Bilbao.

COMPANY, M., GARCIA-HERNANDEZ, M., LOPEZ-GARRIDO, A. C., VERA, J. A. & WILKE, H. (1982): Analysis y distribucion de facies del Cretacico inferior del Prebetico en la provincia de Alicante. – Cuad. geol. Ibérica, **8**: 563-578; Madrid.

CORMINBOEUF, P. (1961): Tests isolées de *Globotruncana mayaroensis* BOLLI, *Rugoglobigerina, Trinitella* et Heterohelicidae dans le Maestrichtian des Alpettes. – Eclogae geol. Helv., **54** (1): 107-122, Taf. 1-2; Basel.

CUSHMAN, J. A. (1926): Some Foraminifera from the Mendez Shale of the Eastern Mexico. – Contr. Cushman Lab. Foram. Res., **2**: 16-28, Taf. 2-3; Sharon.

– – (1928): Additional Genera of the Foraminifera. – Contr. Cushman Lab. Foram. Res., **4** (1): 1-8, Taf. 1; Sharon.

– – (1938): Cretaceous Species of *Gümbelina* and related genera. – Contr. Cushman Lab. Foram. Res., **13**: 2-28; Taf. 1-4; Sharon.

– – (1946): Upper Cretaceous Foraminifera of the Gulf Coastal Region of the United States and adjacent areas. – U. S. Geol. Surv., Prof. Pap., **206**: 1-160, Taf. 1-66; Washington, D. C.

DALBIEZ, F. (1955): The genus *Globotruncana* in Tunisia. – Micropaleont., **1** (2): 161-171, 10 Abb., 2 Tab.; New York.

DOUGLAS, R. G. (1969): Upper Cretaceous planktonic foraminifera in northern California. Part 1 - Systematics. – Micropaleont., **15** (2): 151-209, 6 Abb., 11 Taf.; New York.

DUNHAM, R. J. (1962): Classification of carbonate rocks according to depositional texture. – In: HAM, W. E. (Hrsg.): Classification of carbonate rocks. – Amer. Assoc. Petrol. Geol. Memoir, **1**: 108-121; Tulsa.

EDGELL, J. G. (1957): The genus *Globotruncana* in northwest Australia. – Micropaleont., **3** (2): 101-126; Taf. 1-4; New York.

EGGER, J. G. (1899): Foraminiferen und Ostrakoden aus den Kreidemergeln der Oberbayerischen Alpen. – Abh. kgl. bayer. Akad. Wiss. München, math.-phys. Cl., **21**: 3-230, Taf. 1-27; München.

EICHER, D. L. & WORSTELL, P (1970): Cenomanian and Turonian foraminifera from the Great Plains, United States. – Micropaleont., **16**: 269-324; New York.

FALLOT, P. (1943): L'Urgonien de la Sierra Mariola (province d'Alicante). C. R. Acad. Sci., **26**: 71-72; Paris.

– – (1945): Estudios geológicos en la zona subbetica entre Alicante y el río Guadina menor. – Mem. Inst. Lucas Mallada, C.S.I.C.: 719 S.; Madrid.

– – (1948): Les Cordillères Bétiques. – Estudios Geol. Madrid, **8**: 83-172; Madrid.

FOLK, R. L. (1959): Practical petrographic classification of limestones. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., **43**: 1-38; Tulsa.

FRUSH, M. P. & EICHER, D. L. (1975): Cenomanian and Turonian foraminifera and paleoenvironments in the Big Bend region of Texas and Mexico. – In: CALDWELL, W. G. E. (Ed.): The Cretaceous System in the Western Interior of North America. – Geol. Assoc. Can., Spec. Pap., **13**: 277-301; Vancouver.

GANDOLFI, R. (1942): Ricerche micropaleontologiche e stratigrafiche sulla Scaglia e sul Flysch Cretacici dei dintorni di Balerna (Canton Ticino). – Riv. Ital. Paleont., Mem., **4**: 1-160, 49 Abb., 1 Tab., 14 Taf.; Mailand.

– – (1955): The genus *Globotruncana* in northeastern Columbia. – Bull. Amer. Paleont., **36**: 1-118, 12 Abb., Taf. 1-10; Ithaca.

GARCIA-HERNANDEZ, M., LOPEZ-GARRIDO, A. C., RIVAS, P., SANZ DE GALDEANO C. & VERA, J. A. (1980): Mesozoic paleogeographic evolution of the external zones of the Betic Cordillera. – Geol. en Mijnb., **59** (2): 155-168, 8 Abb.; Den Haag.

GRIMSDALE, T. F. & MORKHOVEN, F. P. C. M. van (1956): The ratio between pelagic and benthonic Foraminifera as a means of estimating depth of deposition of sedimentary rocks. – Proc. 4[th] World Petrol. Congr., sect. I /D, Paper **4**: 473-491, 10 Abb.; Rom.

HAGN, H. & ZEIL, W. (1954): Globotruncanen aus dem Ober-Cenoman und Unter-Turon der Bayerischen Alpen. – Eclogae geol. Helv., **47**: 1-60, 3 Abb., 7 Taf.; Basel.

HANCOCK, J. M. & KAUFFMAN, E. G. (1979): The great transgressions of the Late Cretaceous. – J. Geol. Soc. Lond., **136**: 175-186, 5 Abb., 4 Taf.; London.

HANZLIKOVA, E (1963): *Globotruncana helvetica posthelvetica* n. subsp. from the Carpathian Cretaceous. – Vest. Ustr. Ust. Geol, **38** (5): 325-328, 2 Abb., 2 Taf.; Prag.

HAQ, B. U., HARDENBOL, J. & VAIL, P. K. (1987): Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. – Science, **235**: 1156-1167; Washington.

HARLAND, W. B., COX, A. V., LLEWELLYN, P. G., PICKTON, C. A. G., SMITH, A. G. & WALTERS, R. (1982): A geological time scale. – Cambridge Earth Sci. Ser.: 131 S., 26 Abb., 19 Tab., 7 Taf.; Cambridge.

HART, M. B. (1980): A water depth model for the evolution of the planctonic Foraminiferida. – Nature, **286**: 252-254; London.

HERM, D. (1962): Stratigraphische und mikropaläontologische Untersuchungen der Oberkreide im Lattengebirge und im Nierental. – Abh. Bayer Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Neue Folge, **104**: 1-119, 9 Abb., 11 Taf.; München.

HOFKER, J. (1956): Die Globotruncanen von Nordwest-Deutschland und Holland. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **103** (3): 312-340; Stuttgart.

KELLER, B. M. (1946): The Foraminifera of the Upper Cretaceous deposits in the Sotchi region. – Soc. Nat. Moscow, Bull., n. ser., **51** (3): 83-108; 3 Taf., 2 Tab.; Moskau.

KELLER, G., LI, L. & MACLEOD, N. (1996): The Cretaceous/Tertiary boundary stratotype section at El Kef, Tunisia: how catastrophic was the mass extinction? – Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **119**: 221-254, 17 Abb. 4 Taf.; Amsterdam.

KIKOINE, J. (1948): Les Heterohelicidae du Crétacé Supérieur Pyrénéen. – Bull. Soc. géol. France, (5), **18** (1-3): 15-35, 1 Abb., 2 Taf.; Paris.

KLASZ, I. DE (1953): Einige neue oder wenig bekannte Foraminiferen aus der helvetischen Oberkreide der bayerischen Alpen südlich Traunstein (Oberbayern). – Geologica Bavarica, **17**: 223-224, Taf. 4-7; München.

KORSITZKE, H.-D. (1995): Planktonische Foraminiferen der Oberkreide (Cenoman-Campan) am nördlichen Tethysrand (Süddeutscher Molasse-Untergrund, Regensburger Kreide). – Documenta naturae, **92**: 1-274, 36 Abb., 17 Tab., 24 Taf.; München.

KUPPER, J. (1963): Mikroplaäontologische Gliederung der Oberkreide des Beckenuntergrundes in den oberösterreichischen Molassebohrungen. – Mitt. Geol. Ges. Wien, **56** (2): 591-651, 1 Übersichtskte., 3 Tab., 4 Taf.; Wien.

KUHRY, E. (1970): Some observations on the type material of *Globotruncana elevata* (BROTZEN) and *Globotruncana concavata* (BROTZEN). – Rev. Espan. Micropaleont., **2** (3): 291-304, 7 Abb., 2 Taf.; Madrid.

Lapparent, J. de (1918): Etude lithologique des terrains crétacés de la region d'Hendaye. – Mém. Carte géol. France, **I-XI**: 1-155, 27 Abb., 1 Tab., 10 Taf.; Paris.

Leckie, R.M. (1985): Foraminifera of the Cenomanian-Turonian boundary interval, Greenhorn Formation, Rock Canyon Anticline, Pueblo, Colorado. – In: Pratt, L. M., Kauffman, E. G. & Zelt, F. B. (Eds.): Fine-Grained Deposits and Biofacies of the Cretaceous Western Interior Seaway: Evidence of Cyclic Sedimentary Processes. – Soc. Econ. Paleontol. Mineral., Field Trip Guidebook, **4**: 139-149; Tulsa.

–– (1989): A Paleoceanographic Model for the Early Evolutionary History of Planktonic Foraminifera. – Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **73**: 107-138, 12 Abb.; Amsterdam.

Lehmann, R. (1963): Etude des Globotruncanides du Crétacé supérieur de la province de Tarfaya (Maroc Occidental). – Notes Mém. Serv. Géol. Maroc., **21**: 133-181, 3 Abb., 10 Taf.; Rabat.

Leret, G., Cámara, P. & Leret, I. (1982): Aportacion al conocimiento estratigráfico y sedimentologico del Cretacico en la zona prebetica oriental (transversal de Villena-Alicante). – Cuad. Geol. Ibérica, **8**: 465-481; Madrid.

Loeblich, A. R. (1951): Coiling in the Heterohelicidae. – Contr. Cush. Found. Foram. Res., **2** (3): 106-110, Abb. 1-2, Taf. 12; Washington.

Loeblich, A. R. & Tappan, H. (1961): Cretaceous planktonic foraminifera: Part 1 - Cenomanian. – Micropaleont., **7** (3): 257-304, 8 Taf.; New York.

Luterbacher, H. & Premoli-Silva, I. (1962): Note préliminaire sur une révision du profil de Gubbio, Italie. – Riv. Ital. Paleont., **68** (2): 253-288, Taf. 19-23; Mailand.

Lynts, G. W. (1971): Analysis of planktonic foraminiferal fauna of core 6275, Tongue of the ocean, Bahamas. – Micropaleont., **17** (2): 152-166, 4 Abb., 8 Tab.; New York.

Magne, J. & Sigal, J. (1954): Description des espèces nouvelles; 1 - Foraminifères. – In: Cheylan, G., Magne, J., Sigal, J. & Grekoff, N.: Résultats géologiques et micropaléontologiques du sondage d'El Krachem (Hauts Plateux algerois); Bull. Soc. géol. France, (6), **3**: 480-489, Taf. 14; Paris.

Martin, S. E. (1972): Reexamination of the Upper Cretaceous planktonic foraminiferal genera *Planoglobulina* Cushman and *Ventilabrella* Cushman. – J. Foram. Res., **2** (2): 73-92, 6 Abb., Taf. 1-4; Washington.

Masters, B. A. (1980): Reevaluation of selected types of Ehrenberg's Cretaceous planktonic Foraminifera. – Eclogae geol. Helv., **73** (1): 95-107, 3 Abb., 2 Taf.; Lawrence.

Montanaro Gallitelli, E. (1957): A revision of the Foraminiferal Family Heterohelicidae. – Bull. U. S. Nat. Mus., **215**: 133-154, Taf. 31-34; Washington, D. C.

Mornod, L. (1950): Les Globorotalidés du Crétacé supérieur du Montsalvens (Préalpes fribourgeoises). – Eclogae geol. Helv., **42**: 573-596, 14 Abb., 15 Taf.; Basel.

Morrow, A. L. (1934): Foraminifera and Ostracoda from the Upper Cretaceous of Kansas. – J. Paleont., **8** (2): 186-205, Taf. 29-31; Lawrence.

Murray, J. W. (1973): Distribution and Ecology of Living Benthic Foraminiferids. – i-xiii, 1-274, 103 Abb., 25 Tab., 12 Taf.; London (Heinemann).

Nakkady, S. E. (1950): A new foraminiferal fauna from the Esna shales and Upper Cretaceous chalk of Egypt. – J. Paleont., **24** (6): 675-692; Taf. 89-90; Tulsa.

Nash, S. (1981): A neotype for the Cretaceous genus *Pseudotextularia* Rzehak, 1891. – J. Foram. Res., **2** (1): 70-75, 2 Abb., 1 Taf.; Lawrence.

Nederbragt, A. J. (1991): Late Cretaceous biostratigraphy and development of Heterohelicidae (planktic foraminifera). – Micropaleont., **37** (4): 329-372, 12 Taf.; New York.

Nickles, R. (1904): Sur l'existence de phénomènes de charriage en Espagne dans la zone subbétique. - Bull. Soc. géol. France (4), **4**: 223-247; Paris.

Olsson, R. K. (1960): Foraminifera of latest Cretaceous and earliest Tertiary age in New Jersey Coastal Plain. – J. Paleont., **34** (1): 1-59, 1 Abb., 12 Taf.; Tulsa.

–– (1964): Late Cretaceous planktonic foraminifera from New Jersey and Delaware. – Micropaleont., **10** (2): 157-188, Taf. 1-7; New York.

d'Orbigny, A. (1839): Foraminifères XLVIII. – In: Sagra, R. de la (ed.): Histoire physique, politique et naturelle de l'Ile de Cuba: 224 S., 12 Taf.; Paris (Bertrand).

–– (1840): Memoire sur les foraminifères de la craie blanche de bassin de Paris. – Mem. Soc. Géol. France, **1**: 1-51, 4 Taf.; Paris.

Paquet, J. (1969): Étude géologique de l'ouest de la province de Murcie (Espagne). – Mém. Soc. géol. France, nouvelle série, **111**: 270 S., 8 Taf., 1 geol. Karte; Paris.

Peryt, D. (1980): Planktonic foraminifera zonation of the Upper Cretaceous in the Middle Vistula River Valley, Poland. – Palaeont. Polon., **41**: 3-101, 2 Abb., 6 Tab., Taf. 1-23; Warschau.

Pessagno, E. A. (1960): Thin-sectioning and photographing smaller Foraminifera. – Micropaleont., **6** (4): 419-423, 3 Abb., Taf. 1-2; New York.

–– (1967): Upper Cretaceous planktonic foraminifera from the Western Gulf Coastal Plain. – Palaeont. Amer., **5**: 243-445, Taf. 48-101; Ithaca.

Plumley, W. J., Risley, G. A., Graves, R. W. & Kaley, M. E. (1962): Energy index for limestone interpretation and classification. – Mem. Amer. Ass. Petrol. Geol., **1**: 85-107, 5 Abb., 4 Taf.; Tulsa.

Plummer, H. J. (1931): Some Cretaceous Foraminifera in Texas. – Bull. Univ. Texas, **3101**: 109-203, Taf. 8-15; Austin.

Pokorny, V. (1958): Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie, Band 1. – 1-582, 549 Abb., 2 Tab.; Berlin (VEB Deutscher Verlag).

Porthault, B. (1969): Foraminifères planctoniques et biostratigraphie du Cénomanien dans la Sud-Est de la France. – Proc. 1st Conf. plankton. Microfoss., Genava 1967: 526-546, 2 Abb., 2 Taf.; Leiden (Brill).

–– (1970): Etude de la microfaune. – In: Donze, P., Porthault, B., Thomel, G. & Villoutreys, O. de: Le Sénonien inférieur de Puget-Théniers (Alpes Maritimes) et sa microfaune; Geobios, **3** (2): 50-85, Taf. 8-11; Lyon.

–– (1978): Foraminifères caractéristiques du Cénomanien à faciès pélagique dans le Sud-Est de la France. – Géol. Méditerran., **5** (1): 183-194, 5 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Marseille.

Quereau, E. C. (1893): Die Klippenregion von Iberg (Sihltal). – Beitr. Geol. Kt. Schweiz, N. F., **33**: 1-158, 13 Abb., 4 Taf., 1 geol. Kt.; Bern.

Reichel, M. (1950): Observations sur les *Globotruncana* du gisement de la Breggia (Tessin). – Eclogae geol. Helv., **42**: 596-617, 6 Abb., Taf. 16-17; Basel.

Reicherter, K. (1994): The Mesozoic Tectono-sedimentary Evolution of the Central Betic Seaway (External Betic Cordillera, Southern Spain). – Tübinger Geowiss. Abh. (TGA), **A 20**: 265 S.; Tübingen.

REISS, Z. (1957): The Bilamellidae, nov. superfam., and remarks on Cretaceous Globorotaliids. – Contr. Cushman Found. Foram. Res., **8**: 127-145, 7 Abb., Taf. 18-20; Sharon.

RENZ, O. (1936): Stratigraphische und mikropaläontologische Untersuchungen der Scaglia (Obere Kreide-Tertiär) im zentralen Appennin. – Eclogae. geol. Helv., **29**: 1-149, 14 Abb., 15 Taf.; Basel.

REUSS, A. E. (1845): Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Abth. 1, Teil 2: 1-148, Taf. 14-51; Stuttgart (Schweizerbart).

ROBASZYNSKI, F., CARON, M., GONZALEZ DONOSO, J. M. & WONDERS, A. A. H. (Hrsg.) (1983): Atlas of Late Cretaceous globotruncanids. – Rev. Micropaléont., **26** (3-4): 145-305, 12 Abb., 54 Taf.; Paris.

RZEHAK, A. (1891): Die Foraminiferenfauna der alttertiären Ablagerungen von Bruderndorf in Niederösterreich, mit Berücksichtigung des angeblichen Kreidevorkommens von Leitzersdorf. – Ann. Noth. Hofmus., **6**: 12 S.; Wien.

–– (1895): Ueber merkwürdige Foraminiferen aus dem österreichischen Tertiär. – Ann. k. k. naturhist. Hofmus., **10**: 213-230, Taf. 6-7; Wien.

SACAL, V. & DEBOURLE, A. (1957): Foraminifères d'Aquitaine, 2ème partie: Peneroplidae à Victoriellidae. – Mém. Soc. géol. France, n. sér., **78**: 1-88, Taf. 1-35; Paris.

SALAJ, J. & SAMUEL, O. (1963): Foraminiferen der Westkarpaten-Kreide. – 1-291, 18 Abb., 36 Tab., 6 Beil., 48 Taf.; Bratislava.

SCHEIBNEROVA, V. (1962): Stratigraphy of the Middle and Upper Cretaceous of Mediterranean province on the basis of globotruncanids. – Geol. Sbornik, **13** (2): 197-221 (tschech.), 225-226 (engl.), Abb. 6-7, 1 Tab.; Bratislava.

SCHLANGER, S. O. & JENKYNS, H. C. (1976): Cretaceous Anoxic Events: Causes and Consequences. – Geol. en Mijnbouw, **55** (3-4): 179-184, 2 Abb.; Den Haag.

SCHREIBER, O. S. (1979): Heterohelicidae (Foraminifera) aus der Pemberger-Folge (Oberkreide) von Klein-Sankt Paul am Krappfeld (Kärnten). – Beitr. Paläont. Österr., **7**: 119-206, 2 Abb., 3 Diagr., 5 Taf.; Wien.

SIGAL, J. (1948): Notes sur les genres de Foraminifères *Rotalipora* BROTZEN 1942 et *Thalmanninella*. Famille des Globorotaliidae. – Rev. Inst. Pétrole et Ann. Combust. liquid., **3** (4): 95-103, 2 Taf.; Paris.

–– (1952): Aperçu stratigraphique sur la micropaléontologie du Crétacé. – 19[th] Intern. Geol. Congr., Monogr. reg., ser. 1, **26**: 1-45, 46 Abb., 1 Tab.; Algier.

–– (1955): Notes micropaléontologiques nord-africaines. 1. Du Cénomanien au Santonien; zones et limites en facies pelagiques. – C. R. Somm. Soc. géol. France, **1955** (8): 157-160; Paris.

–– (1967): Essai sur l'état actuel d'une zonation stratigraphique à l'aide de principales espèces de Rosalines (Foraminifères). – C. R. Somm. Soc. géol. France, **1967** (2): 48-50, 1 Tab.; Paris.

–– (1977): Essai de zonation du Crétacé méditerranéen à l'aide des foraminifères planctoniques. – Géol. Méditerran., **4** (2): 99-108, 1 Tab.; Marseille.

SIMPSON, E. H. (1949): Measurement of diversity. – Nature, **163**: 688; Washington, D. C.

SLITER, W. V. (1972): Cretaceous Foraminifers - Depth Habitats and their Origin. – Nature, **239**: 514-515, 1 Abb., 1 Tab.; London.

SMITH, C. C. & PESSAGNO, E. A. (1973): Planktonic Foraminifera and stratigraphy of the Corsicana Formation (Maestrichtian) North-central Texas. – Spec. Publ. Cushman Found. Foram. Res., **12**: 1-68, 24 Abb., Taf. 1-27; Lawrence.

STEHLI, F.G. (1966): Some applications of foraminiferal ecology. – Proc. 2[nd] West African Micropaleont. Coll. Ibadan 1965: 223-240, 14 Abb.; Leiden (Brill).

TAPPAN, H. (1940): Foraminifera from the Grayson Formation of northern Texas. – J. Paleont., **14** (2): 93-126, Taf. 14-19; Tulsa.

TODD, R. (1970): Maestrichtian (Late Cretaceous) foraminifera from a deep-sea core of Southwestern Africa. – Rev. Esp. Micropaleont., **2** (3): 131-154, 6 Taf.; Madrid.

VEEN, G. W. VAN (1969): Geological Investigations in the Region West of Caravaca, South-Eastern Spain. – 125 S.; Groningen (V.R.B. - Offsetdrukkerij).

VOGLER, J. (1941): Oberer Jura und Kreide in Misol (Niederländisch-Ostindien). – Palaeontographica, Suppl.-Bd. **4**: 245-293, 13 Abb., 2 Tab., Taf. 19-24; Stuttgart.

VOORWIJK, G. H. (1937): Foraminifera from the upper Cretaceous of Habana, Cuba. – Konigklijke Nederlandse Akademie Wetenschappen, Proc., Ser. B, Sect. Sci., **40** (2): 190-198, Taf. 1-3; Amsterdam.

WEIDICH, K. F. (1984): Feinstratigraphie, Taxonomie planktonischer Forminiferen und Palökologie der Foraminiferengesamtfauna der kalkalpinen tieferen Oberkreide (Untercenoman-Untercampan) der bayerischen Alpen. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturw. Kl., Neue Folge, **162**: 151 S., 5 Abb., 21 Taf.; München.

WEISS, W. (1980): Feinstratigraphie des Cenoman und des Turon mit planktonischen Foraminiferen – Ein Korrellationsversuch Boreal-Nordtethys. – Diss. Univ. Tübingen, I-IV, 1-174, 7 Abb., 20 Taf.; Tübingen.

–– (1983): Heterohelicidae (seriale planktonische Foraminiferen) der tethyalen Oberkreide (Santon bis Maastricht). – Geol. Jb., (A), **72**: 3-93, 10 Abb., 9 Taf.; Hannover.

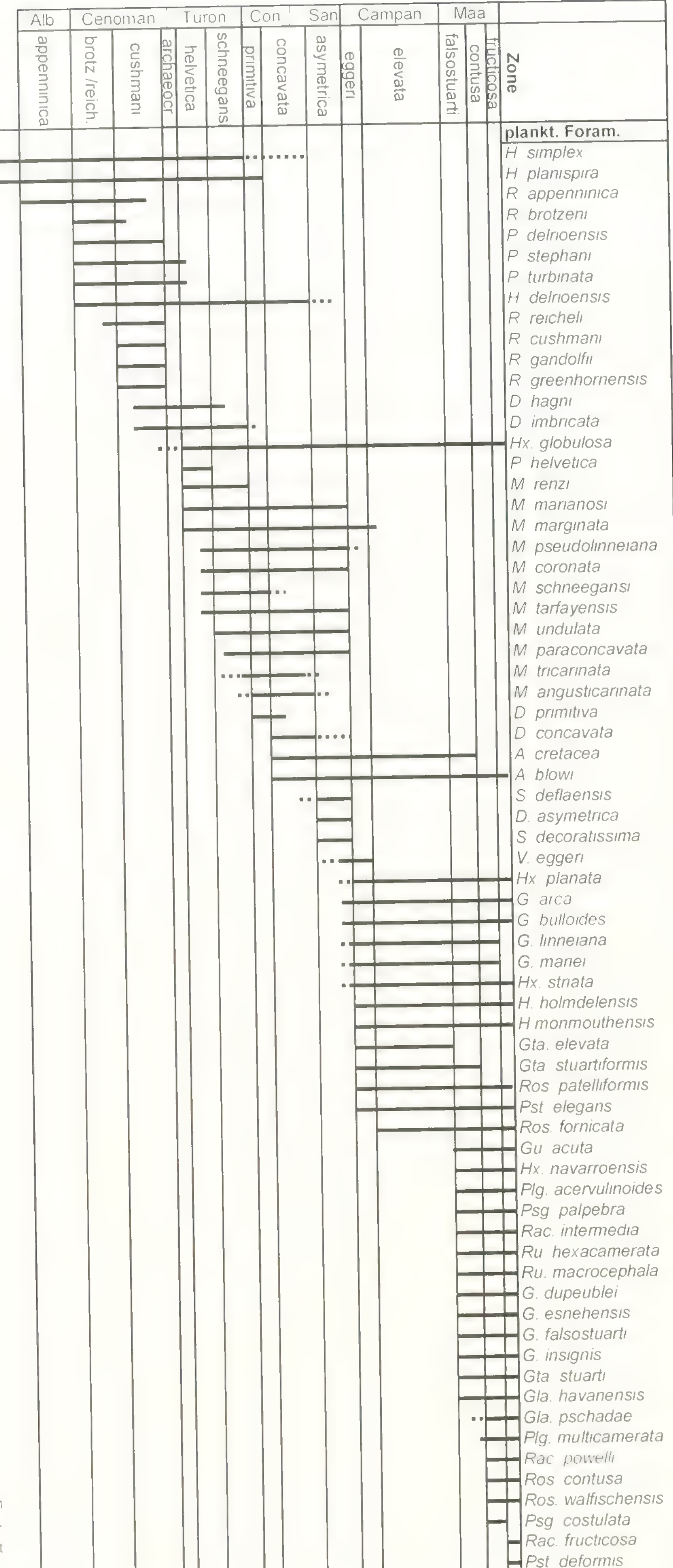
WILKE, H.-G. (1988): Stratigraphie und Sedimentologie der Kreide im Nordwesten der Provinz Alicante (SE-Spanien). – Berliner Geowiss. Abh., (A), **95**, 72 S., 36 Abb., 5 Tab., 9 Taf.; Berlin.

WONDERS, A. A. H. (1978): Phylogeny, classification and biostratigraphic distribution of keeled Rotaliporinae. – Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., **B 82**: 171-205, 5 Abb., 13 Taf.; Amsterdam.

WONDERS, A. A. H. (1980): Middle to Late Cretaceous planktonic foraminifera of the Western Mediterranean area. – Utrecht Micropaleont.. Bull., **24**: 1-157, 43 Abb., 10 Taf.; Utrecht.

Manuskript eingereicht Juni 2000.

ANHANG A



Anhang A1: Die planktischen Foraminiferen aus der südspanischen Oberkreide – aufgeführt nach ihrem ersten Erscheinen.

Alb	Cenoman			Tur		Con		San		Campan	Maa		
appenninica	brotz reich	cushmani	archaeocr	helvetica	schneegans	primitiva	concavata	asymetrica	eggeri	elevata	falsostuarti	contusa	fructicosa

Zone

plankt. Foram.

R. brotzeni
R. appenninica
P. delrioensis
R. reicheli
R. cushmani
R. gandolfii
R. greenhornensis
P. stephani
P. turbinata
H. simplex
P. helvetica
D. hagni
M. renzi
H. planispira
D. imbricata
H. delrioensis
M. schneegansi
D. primitiva
M. tricarinata
M. angusticarinata
D. concavata
M. marianosi
M. coronata
M. tarfayensis
M. undulata
M. paraconcavata
S. deflaensis
D. asymetrica
S. decoratissima
M. pseudolinneiana
V. eggeri
M. marginata
Gta. elevata
A. cretacea
Gta. stuartiformis
G. linneiana
G. manei
Psg. costulata
Hx. globulosa
A. blowi
Hx. planata
G. arca
G. bulloides
Hx. striata
H. holmdelensis
H. monmouthensis
Ros. patelliformis
Pst. elegans
Ros. fornicata
Gu. acuta
Hx. navarroensis
Plg. acervulinoides
Psg. palpebra
Rac. intermedia
Ru. hexacamerata
Ru. macrocephala
G. dupeublei
G. esnehensis
G. falsostuarti
G. insignis
Gta. stuarti
Gla. havanensis
Gla. pschadae
Plg. multicamerata
Rac. powelli
Ros. contusa
Ros. walfischensis
Rac. fructicosa
Pst. deformis

Anhang A2: Die planktischen Foraminiferen aus der südspanischen Oberkreide - aufgeführt nach ihrem letzen Auftreten.

ANHANG B

Legende zu den Tabellen

Relative Häufigkeit

■	massenhaft
●	haufig
●	gemein
•	selten
+	vorhanden

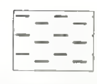
Abkürzungen

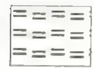
A	*Archaeoglobigerina*
D.	*Dicarinella*
G.	*Globotruncana*
Gla	*Globotruncanella*
Gta	*Globotruncanita*
Gu	*Gublerina*
H.	*Hedbergella*
Hx.	*Heterohelix*
M.	*Marginotruncana*
P.	*Praeglobotruncana*
Plg	*Planoglobulina*
Pst	*Pseudotextularia*
R.	*Rotalipora*
Rac.	*Racemiguembelina*
Ros.	*Rosita*
Ru.	*Rugoglobigerina*
S	*Sigalia*
V.	*Ventilabrella*
W.	*Whiteinella*

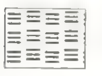
Anhang B: Legende zu den Tabellen.

ANHANG C

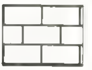
Legende zu den Profilen

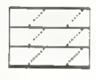

Mergel, weißlich bis gelblich


Mergel, orange bis rot


Mergel, dunkelgrau, dunkel grünlich

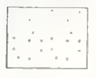

mergeliger Kalk und Kalk z. T. in Wechsellagerung


Kalk

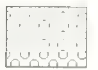

Dolomit


dolomitischer Kalk, z. T. Wechsellagerungen

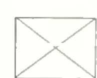

Kalk mit Hornstein-konkretionen, -bändern


Sandstein


Konglomerat, grob


Konglomerat, fein


Brekzie


Schichtlücke

Anhang C: Legende zu den Profilen.

Zitteliana	23	79-125	9 figs., 4 pls.	München, 15.12.2002	ISSN 0373-9627

Cretaceous cephalopods of the Tethyan Himalaya of southern Tibet

Von

HARALD IMMEL & HE GUOXIONG

ABSTRACT

Following a short review of the regional and stratigraphic distribution of Cretaceous cephalopods (Neocomian – Maastrichtian, especially Aptian to Cenomanian) from the Tethyan Himalaya of southern Tibet 29 taxa are described, including three new species: *Pleurohoplites* (*Pleurohoplites*) *robusticostatus*, *Lemuroceras tibeticum*, and *Tonohamites multituberculatus*.

In conclusion some palaeobiogeographic aspects are discussed. The ammonite fauna of the Middle Cretaceous shows some influence from the southern temperate realm but indicates a closer relationship to the hoplitinid faunal province of the northern temperate (boreal) realm. This suggests that during the Middle Cretaceous the Tethyan Himalaya of southern Tibet might have occupied a geographic position farther to the north, with an open marine connection to the south.

KURZFASSUNG

Ausgehend von der regionalen und stratigraphischen Verbreitung kretazischer Cephalopoden (Neokom - Maastricht) des Tethys-Himalaya von Südtibet werden 29 Gattungen und Arten beschrieben, vor allem aus dem Apt – Cenoman. Dabei werden drei neue Arten aufgestellt: *Pleurohoplites* (*Pleurohoplites*) *robusticostatus*, *Lemuroceras tibeticum* und *Tonohamites multituberculatus*.

Abschließend werden einige paläobiogeographische Zusammenhänge diskutiert. Die mittelkretazische Ammonitenfauna zeigt neben Einflüssen aus dem südlichen gemäßigten Bereich vor allem enge Beziehungen zur Hopliten-Provinz des nördlichen gemäßigten (borealen) Raumes. Insofern muß für den Tethys-Himalaya Südtibets zur Zeit der mittleren Kreide eine paläogeographische Position weiter im Norden angenommen werden, allerdings auch eine offene Verbindung nach Süden.

1. INTRODUCTION

An ammonite fauna from two localities in southern Tibet is described. Field work was carried out in 1983 and 1986, and preliminary results have been discussed at the Third Meeting of the European Union of Geosciences (EUG III) at Strasbourg in April 1985 (see HE & IMMEL 1985). For several reasons the paper could not be published earlier, although other studies have been, for example on lithostratigraphy (e.g. WILLEMS & ZANG 1993), bio- and ichnofacies (ZHOU et al. 1997), the bivalve fauna (WEN 2000), and also the palaeomagnetic results (e.g. PATZELT et al. 1996).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Academia Sinica and the Max-Planck-Gesellschaft for financial support of this project as well as the Chinese and German colleagues for preparing and carrying out the expeditions to Tibet in 1983 and 1986.

Thanks also to E. SCHMIEJA (preparation), F. HOECK (photos) and K. DOSSOW (drawings), and last not least to Dr. P. WELLNHOFER and Dr. M. MOSER for some corrections of English language and Dr. M. MOSER also for help with the computer.

Prof. Dr. HARALD IMMEL, Department für Geo- und Umweltwissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität München - Section Paläontologie und Historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10/II, D-80333 München/Deutschland.

Prof. Dr. HE GUOXIONG, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, Chi-Ming-Ssu, Nanjing 210008/P. R. China.

2. LOCALITIES AND STRATIGRAPHY

Previous works: The first Cretaceous cephalopods (ammonites only) of southern Tibet - especially from the Gamba region - were announced by DOUVILLÉ (1916) who described and figured the ammonoids sampled by the British expedition to Tibet in 1903. The stratigraphic data have been published by HAYDEN (1907). In modern terms all ammonoids originate from parts of the Gamba Group (see the correlation in WEN 1987: 144). The updated systematic and stratigraphic results of DOUVILLÉ (1916) are presented in fig. 1. A second suite of Cretaceous ammonites was collected by the Chinese Scientific Expedition to the Mount Jolmo Lungma region (1966-1968) described and figured by ZHAO (1976). Beside these two papers only a few notes or lists of Cretaceous ammonites exist but without any description or figures, for example in MU et al. (1973: 107ff.). A recent listing of ammonoids from the Gamba Group in southern Tibet is given by WEN (1987: 133ff.) who named also some ammonoids from the Cretaceous of the more northern Gyangze area (op. cit.: 148ff.). From the younger Zongshan Formation no cephalopods are reported except a short mention in WAN (1988: 114, tab. 3).

New results: The new cephalopods described below originate from two areas in southern Tibet: Gamba and Duela. The topographic and geologic position of the two localities are shown in fig. 2. It follows a short overview of the cephalopod fauna as far as it was determinable, with its stratigraphic and tectonic implications.

2.1 GAMBA AREA

In the Gamba area cephalopods have been found in eight sections, respectively sampling points. Fig. 3 schematically shows seven of them yielding ammonites with their geographic position and age.

Section K

Several dozen fragments of specimens of ammonoids have been found. All are extremely broken, crushed and badly preserved.

Identified ammonites: A precise generic or specific assignment is not possible. Most ammonoids belong to the subfamily Neocomitinae but a few fragments could also be assigned to the family Haploceratidae, probably to *Neolissoceras* SPATH, 1923.

Age: lower Lower Cretaceous.

Section A

This section is by far the most important one, not only with respect to its duration but also to the ammonites of the Gamba Group. The great number of samples will be summarized in 11 ammonite 'levels' (figured representatives are indicated with sample numbers in brackets. The same applies to the following sections).

Identified ammonites:

(top)

level 11: *Hysteroceras semileve* (e.g. Af 84/1, see pl. 1, fig. 5)
Mortoniceras (?*Mortoniceras*) sp.
undeterminable Anisoceratidae

level 10: *Mortoniceras* (*Mortoniceras*) sp.
Goodhallites cf. *gracillimum* (e.g. Af 150/1, see pl. 3, fig. 7)

level 9: *Cymahoplites* sp. (Af 76A/2, see pl. 1, fig. 4)
Douvilleiceras sp.

level 8: *Douvilleiceras pustulosum* (e.g. Af 73A/1, see pl. 4, fig. 7)

level 7: *Helicancylus* sp. (Af 71/6, see pl. 4, fig. 5)
Toxoceratoides aff. *royerianum* (Af 71/7, see pl. 4, fig. 6)
Tonohamites multituberculatus (Af 71/8 and Af 71/5, see pl. 4, fig. 3, 4)
Cheloniceras (*Cheloniceras*) aff. *buxtorfi* (e.g. Af 71/1, see pl. 4, fig. 8)
Colombiceras (*Colombiceras*) cf. *subpeltoceroides* (e.g. Af 71/4, see pl. 4, fig. 2)
Parahoplites trautscholdi (e.g. Af 71/10 and Af 71/11, see pl. 4, fig. 11, 12)

level 6: *Aconeceras* (*Aconeceras*) sp. (Af 65/1, see pl. 1, fig. 3)
Cheloniceras (*Cheloniceras*) sp.

Original determination	Modern nomenclature	Cenomanian L | M | U
Acanthoceras Newboldi (p.3;pl.1,fig.1,2,3,4)	*Calycoceras (Newboldiceras) newboldi*	
Mantelliceras laticlavium (p.4;pl.1,fig.5;pl.2,fig.1-2)	*Sharpeiceras laticlavium*	
Mantelliceras discoidale (p.4;pl.3,fig.1)	*Acanthoceras discoidale*	
Turrilites costatus (p.5;pl.3,fig.3)	*Turrilites costatus*	
Turrilites Wiestii (p.5;pl.3,fig.2)	*Turrilites acutus*	
Turrilites Desnoyersi (p.6;pl.3,fig.4-5)	*Turrilites scheuchzerianus*	

Fig. 1: Ammonites described and figured from the Gamba Group of southern Tibet by H. DOUVILLÉ (1916) and their names in modern nomenclature.

Tarim Basin

AT CS JS BS HK NS ITS Sp Ju MBT MCT MFT NB Lhasa Kathmandu

Al Alluvial plain
Molasse type sediments
Tethyan sediments
Crystalline of High Himalaya
Lesser Himalaya
Ophiolites incl. ophiolitic melanges and related pelagic sediments
Tertiary and Quaternary volcanics
Transhimalayan plutons
Main thrust and fault zones

Thrusts and sutures
NS Northern Suture
MFT Main Frontal Thrust
MBT Main Boundary Thrust
MCT Main Central Thrust
ITS Indus Tsangpo Suture
BS Banggong Suture
JS Jinsha Suture
CS Chilien Suture

Mountain and mountain ranges
AT Astin Tagh
HK Hindukush
Ju Jungbwa nappe
Kj Kangchenjunga
Ks Kailas
NB Namche Barwa
NP Nanga Parbat
Ql Qomolangma
Sp Spongtang Klippe

N
0 100 200 300 400 km

a

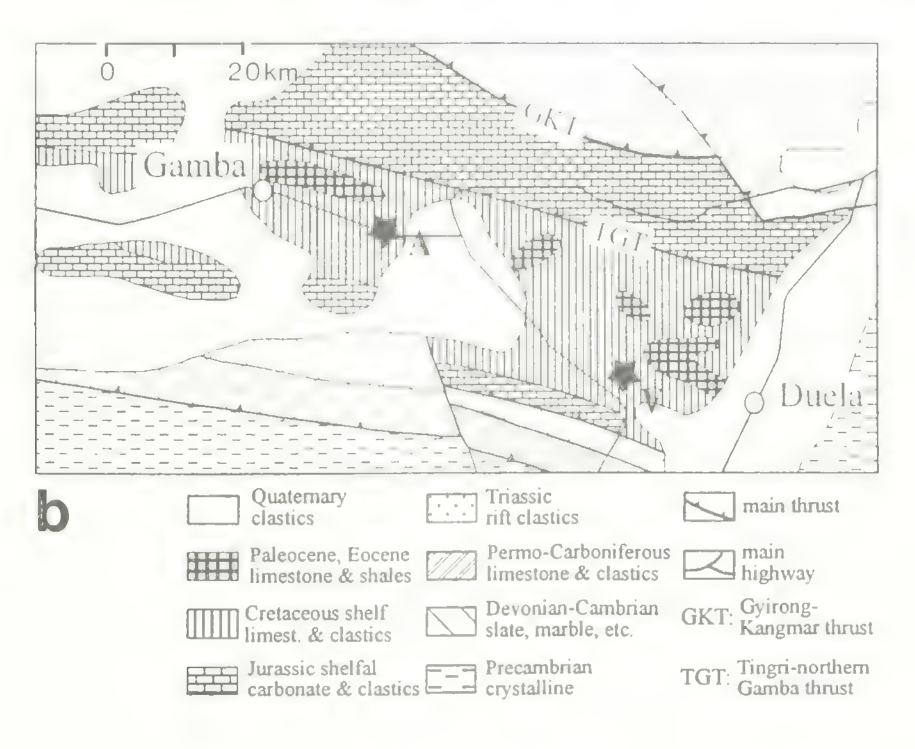


Fig. 2 a: Simplified geological map of Tibet and the Himlayas (modified after Gansser 1983: fig. 3). 2 b: geological map of the investigation area with the location of the sections A and V (after Patzelt et al. 1996: fig. 1b). For the location of all other sections and sampling points of the Gamba area see fig. 3.

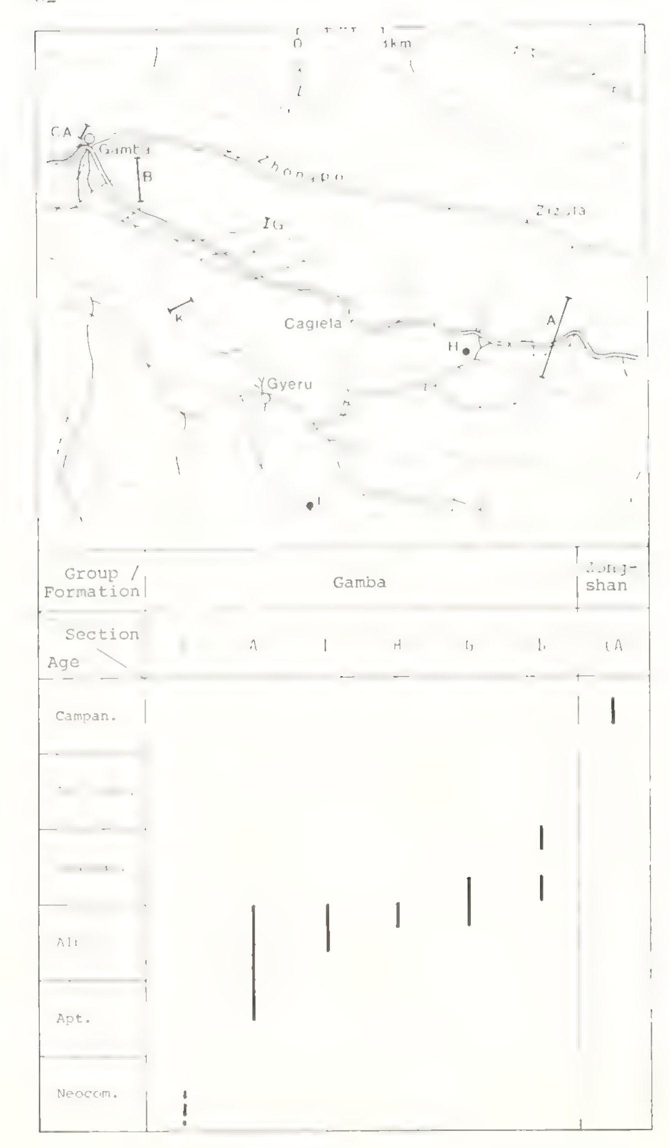


Fig. 3: Topographic map of the Gamba area with the location of the sections and sampling points. The stratigraphic ages are that provided by the ammonite fauna. Nearly all ammonites are from the Gamba Group, with only few exceptions, which are from the younger Zongshan Formation.

level 5: *Callihoplites tetragonus*
level 4: *Callihoplites tetragonus*
Callihoplites cf. *glossonotus* (e.g. Af 39/1, see pl. 1, fig. 7)
level 3: *Callihoplites tetragonus* (e.g. Af 172/1, see pl. 1, fig. 6)
level 2: *Lemuroceras tibeticum* (Af 18/1, see pl. 1, fig. 10)
level 1: *Lemuroceras tibeticum* (Af 184/1, see pl. 1, fig. 11)
(bottom)

Age: The stratigraphic position of these ammonite horizons is given in fig. 4. They range, including some gaps, from the Upper Aptian to the uppermost Albian. However, there is clearly a thrust between level 5 and 6 where the stratigraphic age is shifted back by one stage. Also some imbrication structures are likely, for example between levels 1 and 2 and also between levels 8 and 9.

Section I

This section was not measured, so it is regarded here as a single sampling point.

Identified ammonites:
Callihoplites cf. *tetragonus*
Pleurohoplites (*Pleurohoplites*) *robusticostatus* (If 1/1 and If 1/3, see pl. 1, fig. 8, 9)
Proturrilitoides sp. (If 2/1, see pl. 4, fig. 13)

Age: Middle - Upper Albian.

Section H

This section was not measured, so it is regarded here as a single sampling point.

Identified ammonites:
Callihoplites sp.
Pleurohoplites (*Pleurohoplites*) sp.

Age: Upper Albian.

Section G

Several meters above the measured section some isolated ammonites have been found.

Identified ammonites:
Mortoniceras (*Durnovarites*) *kiliani* (Gf 16/1, see pl. 3, fig. 1)
Mantelliceras sp.

Age: Upper Albian - Lower Cenomanian.

Section B

There are three horizons from which ammonites have been determined.

Identified ammonites:
(top)
Eucalycoceras collignoni (e.g. Bf 74/1, see pl. 3, fig. 3)
Mantelliceras cf. *mantelli* (Bf 35/1, see pl. 3, fig. 6)
Mantelliceras lymense (Bf. 31/1, see pl. 3, fig. 5)
(bottom)

Age: Lower and Upper Cenomanian.

Section CA

The two ammonites out of one horizon of this section are the only ones found in the Zongshan Formation.

Identified ammonite:
Submortoniceras tenuicostulatum (e.g. CAf 74/1, see pl. 4, fig. 1)

Age: Middle Campanian.

Section D

Two nautilids originate from this section.

Identified cephalopod:
Pseudocenoceras aff. *largilliertianum* (e.g. Df 147/1, see pl. 1, fig. 1)

Age: Maastrichtian according to benthonic foraminifera.

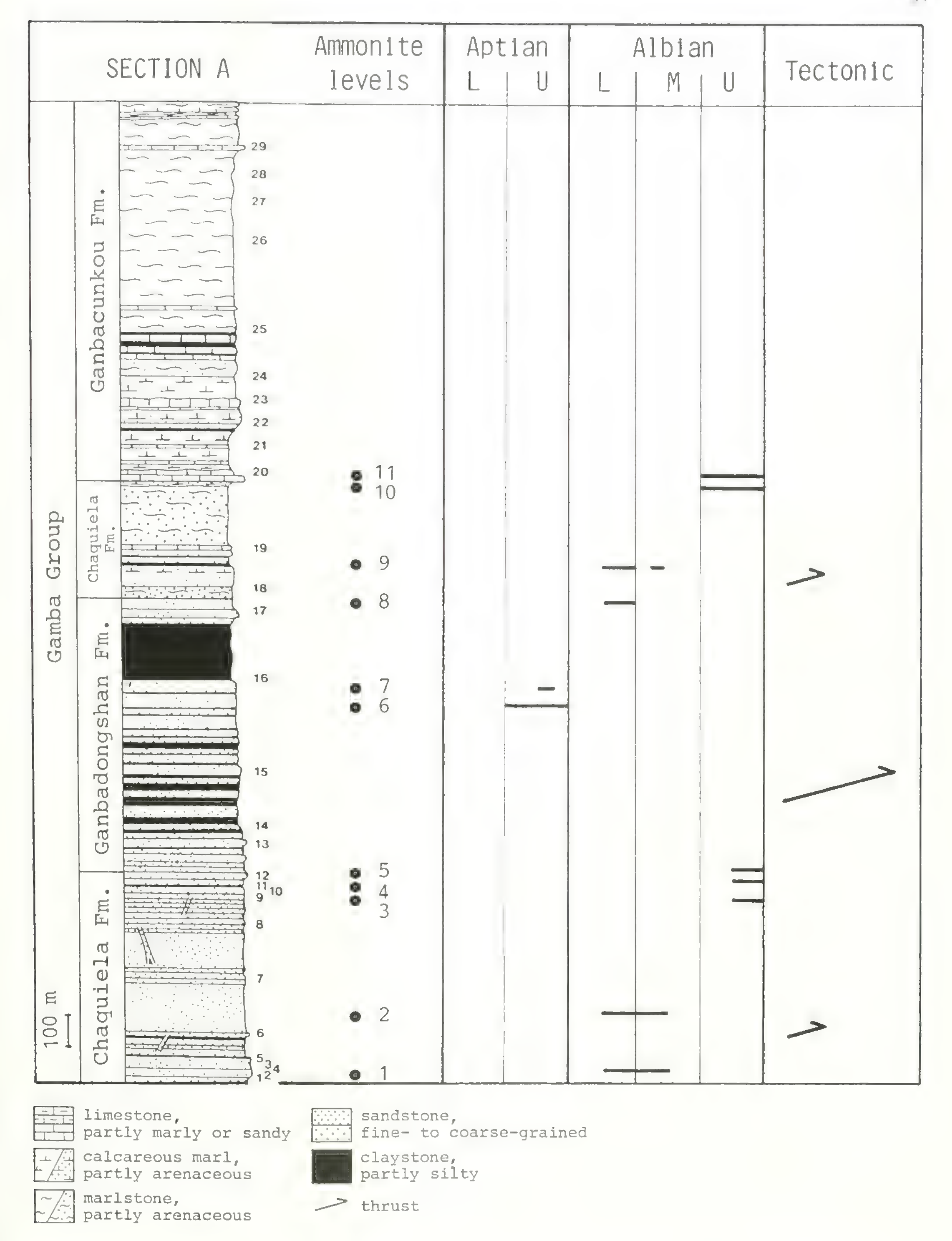


Fig. 4: Section A (Gamba area, for location see figure 2 and 3) with eleven ammonite 'levels', their stratigraphic age and tectonic implication (the sample numbers correspond with those by WILLEMS & ZHANG 1993: fig 3). The Gamba Group is divided into three formations. In ascending order these are the Ganbadongshan Formation (Fm. I), the Chaquiela Formation (Fm. II) and the Ganbacunkou Formation (Fm. III) (see ZHOU et al. 1997: 5, for different spelling see WEN 2000: 2).

In fig. 5 the ammonite taxa of the Gamba Group and their stratigraphic ages are summarized. Comparison with previous studies (see especially fig. 1) shows a wider systematic and stratigraphic spectrum, but also a poor documentation for the Cenomanian. In part, however, this could be due to the fact that some material, especially a small collection of turrilitids, got lost at the transport from Nanjing to Munich.

2.2 DUELA AREA

In the only measured section at the Zala valley of Duela area (Section V) all cephalopods originate from the lower part, from a series of thick layers of limestone, with a total thickness of three and a half meters. This series is composed of a calcareous facies within the Gamba Group that can not be compared directly with any sequence of the Gamba Group at the type locality.

Identified cephalopods:

Cymatoceras kayeanus (Vf 16/2, see pl. 1, fig. 2)
Mortoniceras (Mortoniceras) intermedium (Vf 17/1, see pl. 2, fig. 4)
Mortoniceras (Mortoniceras) pricei (Vf 15/1, see pl. 2, fig. 2)
Mortoniceras (Mortoniceras) rostratum (e.g. Vf 16/1, see pl. 2, fig. 3)
Mortoniceras (Deiradoceras) bispinosum (Vf 16/3, see pl. 2, fig. 1)
Mortoniceras (Deiradoceras) devonense (e.g. Vf 17/3, see pl. 3, fig. 4)
Goodhallites procerum (Vf 17/2, see pl. 3, fig. 2)

It should be noted that all ammonites belong to the subfamily Mortoniceratinae which is rare in the Gamba area, indicating that this subfamily preferred a calcareous facies rather than the mud-dominated siliciclastic facies of the typical Gamba Group.

Age: Upper Albian.

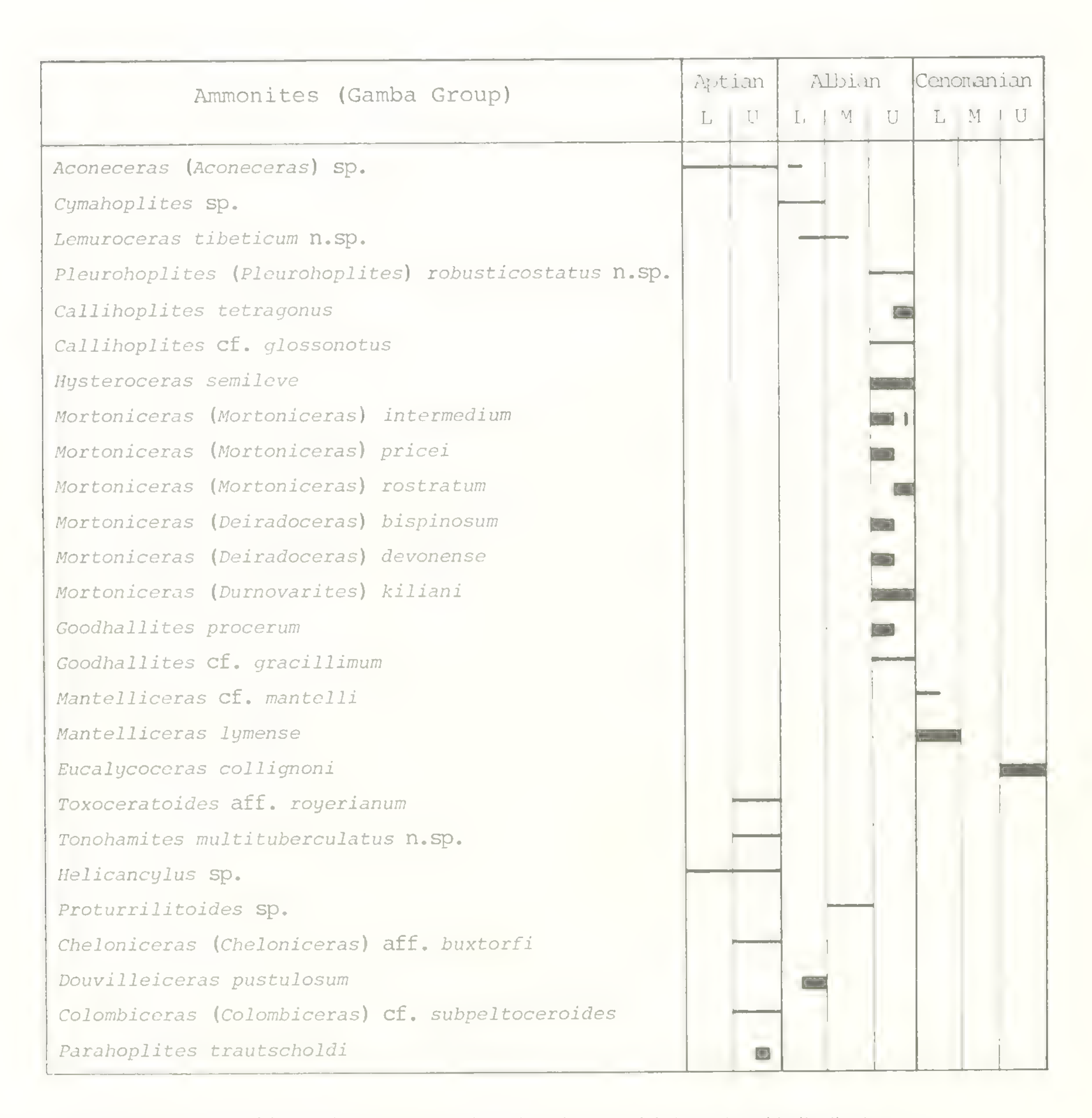


Fig. 5: The ammonites of the Gamba Group at Gamba and Duela area and their stratigraphic distribution.

3. SYSTEMATIC DESCRIPTION

The classification of the ammonoids follows the outline of WRIGHT (1996) in Part L of the Treatise on Invertebrate Paleontology (Mollusca 4, revised: Cretaceous Ammonoidea). All originals are provisionally deposited in the collection of the Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie in Munich.

The measurements of specimens are given in millimeters. The abbreviations are as follows:
D = diameter
Wh = whorl height
Wb = whorl breadth
Wh/Wb = ratio of whorl height to whorl breadth
U = umbilical diameter

Figures in parentheses are measurements as a percentage of total diameter.

The suture terminology is following KULLMANN & WIEDMANN (1970):
I = Internal lobe
U = Umbilical lobe
L = Lateral lobe
E = External lobe

Class Cephalopoda CUVIER, 1797

Subclass Nautiloidea AGASSIZ, 1847

Order Nautilida AGASSIZ, 1847

Superfamily Nautilaceae DE BLAINVILLE, 1825

Family Nautilidae DE BLAINVILLE, 1825

Genus *Pseudocenoceras* SPATH, 1927

Type species: *Pseudocenoceras largilliertianum* (D'ORBIGNY, 1840)

Pseudocenoceras aff. *largilliertianum* (D'ORBIGNY, 1840)
(Pl. 1, Fig. 1)

Material: Two isolated fragments from the higher part of the Zongshan Formation (Section D).

Description: The specimens are incomplete, no exact measurements can be given. The maximum diameter will be approximately 140 mm, the whorl section is broad and well rounded. The umbilicus is open, the umbilical wall nearly vertical. The diameter of the umbilicus may be nearly 15% of the total diameter. No sculpture is visible. The suture shows a broad and shallow lateral lobe and is more or less straight across the venter.

Discussion: The smooth shell, the open and steep umbilicus, and the simple suture line show clearly that the genus is *Pseudocenoceras*. This genus has only few species, eight are listed in KUMMEL (1956: 384f.). The fragments best correspond with the type species, *C. largilliertianum*. But in contrast to examples of this species, the Tibetan specimens seem to have a broader cross-section and the flanks are less flattened.

Occurrence: The genus *Pseudocenoceras* has been described in Europe from the Cretaceous of England to the Crimea and also from the upper Cretaceous of Libya and the southern USA. According to WIEDMANN & SCHNEIDER (1979: 654) *P. largilliertianum* is a species of the Westeuropean Cenomanian, but since then it has been reported also from New Mexico (COBBAN & KENNEDY 1994). The isolated fragments of the Gamba area have been sampled in sediments of Maastrichtian age.

Family Cymatoceratidae SPATH, 1927

Genus *Cymatoceras* HYATT, 1884

Type species: *Cymatoceras pseudoelegans* (D'ORBIGNY, 1840)

Cymatoceras kayeanus (BLANFORD, 1861)
(Pl. 1, Fig. 2)

1951 *Cymatoceras kayei* BLANF. – COLLIGNON: 13 (with synonymy).

Material: One isolated fragment from Duela (Section V).

Description: The incomplete but nearly not deformed specimen contains half a whorl of the phragmocon. The measurements will be compared with those of a specimen of comparable size, described by SPENGLER (1910: 127f., specimen b) from the Cretaceous of South India.

	D	Wh	Wb	Wh/Wb	U
Vf 16/2	82	46(0.56)	49(0.60)	0.94	8(0.10)
SPENGLER (1910)	78	44.4(0.57)	44.5(0.57)	1.00	8.4(0.11)

The coiling is moderately involute, the external side broadly rounded, the flanks are slightly flattened, the umbilical shoulders narrowly rounded. Nearly no sculpture is visible, only nearby the umbilical shoulder there exist first signs of relatively broad ribs. The suture lines are slightly curved, they show a wide and shallow lateral lobe, but cross the external side more or less straight. The half whorl shows approximately 9-10 suture lines.

Discussion: The tight coiling and the first signs of ribbing indicate that the genus is *Cymatoceras*. The typical ribs are not visible, but according to SPENGLER (1910: 128) they produce 'erst in einem vorgeschrittenen Wachstumsstadium auch Eindrücke auf dem Steinkern'.

Within the genus *Cymatoceras* there exists an excellent correspondence with the species *C. kayeanus* concerning the measurements as well as the number and curvature of the suture lines. *C. kayeanus* differs from the closely related species *C. radiatus* (J. SOWERBY, 1822) and *C. albensis* (D'ORBIGNY, 1850) especially in having more septa per whorl and contrary to the species *C. virgatus* (SPENGLER, 1910) the suture lines run straight across the venter.

Occurrence: *C. kayeanus* has been described from the middle and upper Albian of India and Madagascar. According to BASSE (1931: 9) the species has been found also in the lower Turonian of Madagascar. The Tibetan specimen comes from sediments of Upper Albian age.

Subclass Ammonoidea ZITTEL, 1884

Order Ammonitida AGASSIZ, 1847

Suborder Ammonitina HYATT, 1889

Superfamily Haplocerataceae ZITTEL, 1884

Family Oppeliidae H.DOUVILLÉ, 1890

Subfamily Aconeceratinae SPATH, 1923

Genus *Aconeceras* HYATT, 1903

Subgenus *Aconeceras (Aconeceras)* HYATT, 1903

Type species: *A.* (*Aconeceras*) *nisus* (D'ORBIGNY, 1841)

Aconeceras (*Aconeceras*) sp.

(Pl. 1, Fig. 3, Text-fig. 6)

Material: One crushed and corroded specimen from the Ganbadongshan Formation of the Gamba Group (Section A).

Description: The crushed specimen probably had a diameter of less than 45 mm, but no exact measurements can be given. The coiling is very involute with a small steep-sided umbilicus. The whorl section is high and strongly compressed, the flanks are distinctly flattened and the venter is fastigate. There exist dense week striae on the flanks, which are sigmoidal to slightly falcoid on the outer part. The surure line is highly differentiated with deep narrow trifid lobes (fig. 6).



Fig. 6: Suture line of *Aconeceras* (*Aconeceras*) sp. (specimen Af 65/1, see also pl. 1, fig. 3).

Discussion: Because of the incompleteness and the bad preservation of the specimen it seems somewhat uncertain if the subgenus is *A.* (*Aconeceras*) or *A.* (*Sanmartinoceras*) BONARELLI, 1921. But the feeble ornament and the highly differentiated suture line correspond better with *A.* (*Aconeceras*). KENNEDY & KLINGER (1979: 117) give a list of species referred to this subgenus, but the poor preservation of the Tibetan specimen will not allow an exact identification with one of them.

Occurrence: *A.* (*Aconeceras*) has been described widely from the Aptian and also the Lower Albian of western Europe, the former USSR, Nepal, northern Africa, Madagascar, South Africa and Australia. The specimen of southern Tibet is from the Upper Aptian.

Superfamily Desmocerataceae ZITTEL, 1895

Family Cleoniceratidae WHITEHOUSE, 1926

Genus *Cymahoplites* SPATH, 1922

Type species: *Cymahoplites kerenskianus* (BOGOSLOWSKY, 1902)

Cymahoplites sp.

(Pl. 1, Fig. 4, Text-fig. 7)

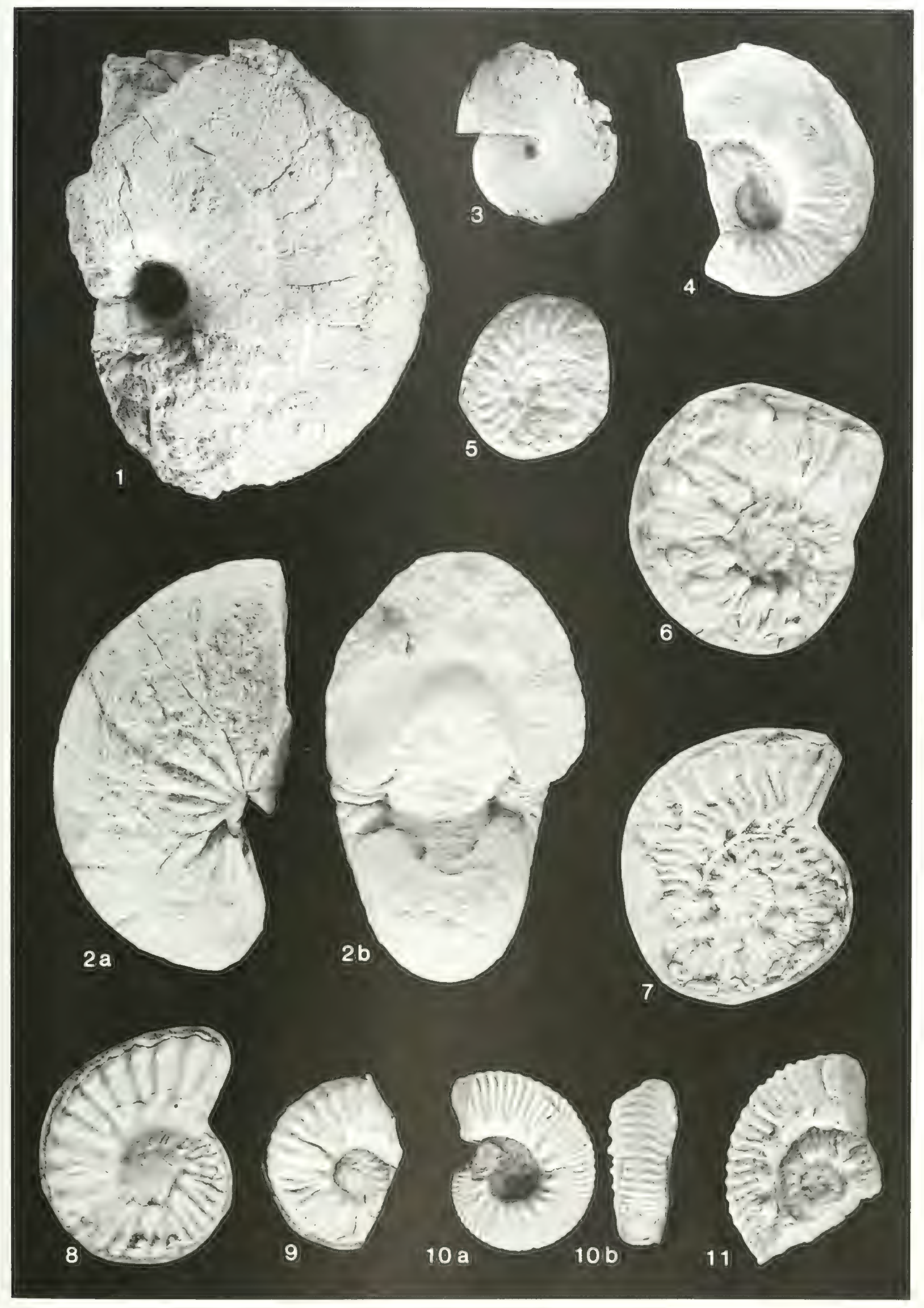
Material: One single specimen from the basis of the Chaquiela Formation of Gamba Group (Section A).

Description: The somewhat corroded specimen has a diameter of 50 mm. The coiling is rather evolute, the umbilicus nearly 20 mm (0.40). The cross section is compressed, with flat flanks, a rounded umbilical edge and also a rounded and somewhat flattened outer side.

The dense and thin ribs are projected forward on the lower part of the flank, they are sinuous and also slightly projected forward on the external side. The ribs start with weak and radially elongated nodes and branch often at the flanks. Also some intercalatories exist. Passing to the outer side the ribs are slightly thickening but weaker again on the external side.

Plate 1

Fig. 1: *Pseudocenoceras* aff. *largilliertianum* (D'ORBIGNY); Section D (Zongshan Formation, Df 147/1); x 2/3.
Fig. 2: *Cymatoceras kayeanus* (BLANFORD); Section V (Gamba Group at Duela, Vf 16/2), a: lateral view, b: frontal view; x 1.
Fig. 3: *Aconeceras* (*Aconeceras*) sp.; Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group, Af 65/1); x 1.
Fig. 4: *Cymahoplites* sp.; Section A (Chaquiela Formation of Gamba Group, Af 76A/2); x 1.
Fig. 5: *Hysteroceras semileve* HAAS; Section A (Chaquiela Formation of Gamba Group, Af 84/1); x 2.
Fig. 6: *Callihoplites tetragonus* (SEELEY); Section A (Chaquiela Formation of Gamba Group, Af 172/1); x 1.
Fig. 7: *Callihoplites* cf. *glossonotus* (SEELEY); Section A (Chaquiela Formation of Gamba Group, Af 39/1); x 1.
Fig. 8: *Pleurohoplites* (*Pleurohoplites*) *robusticostatus* n. sp.; Holotype (If 1/1); Section I (Chaquiela Formation of Gamba Group); x 1.
Fig. 9: *Pleurohoplites* (*Pleurohoplites*) *robusticostatus* n. sp.; Paratype (If 1/3); Section I (Chaquiela Formation of Gamba Group); x 1.
Fig. 10: *Lemuroceras tibeticum* n. sp.; Holotype (Af 18/1); Section A (Chaquiela Formation of Gamba Group); a: lateral view, b: ventral view; x l.
Fig. 11: *Lemuroceras tibeticum* n. sp.; Paratype (Af 184/1); Section A (Chaquiela Formation of Gamba Group); x l.



IMMEL & HE: Cretaceous cephalopods of the Tethyan Himalaya of southern Tibet

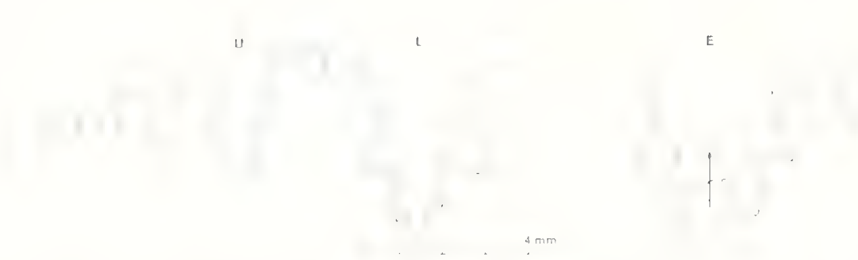


Fig. 7: Suture line of *Cymahoplites* sp. (specimen Af 76A/2, see also pl. 1, fig. 4).

The suture line shows some details (fig. 7), especially the broad external lobe, the likewise broad trifid lateral lobe and the much smaller and simpler umbilical lobes.

Discussion: The specimen is a typical *Cymahoplites* in size, coiling, shape and especially in the sculpture. This genus is very close to *Lemuroceras* SPATH, 1942, which is according to JELETZKY (1964: 80) 'a junior synonym of *Cymahoplites*'. But already CASEY (1961: 167) has pointed out some morphological differences between the two genera. So in *Cymahoplites* the ribs are weaker and the primary ribs are directed more radially and not so oblique in the lower part of the flanks.

The Tibetan species differs from all known species of *Cymahoplites*. For example, in contrast to the type species, *C. kerenskianus*, the coiling is more evolute, the ribbing on the outer part of the whorl is more dense, and the ribs are commonly bifurcating at the lower flank while in *C. kerenskianus* the ribs are often singles. Probably the Tibetan specimen is a new species, but because of its poor preservation it seems better to describe it in open nomenclature.

Occurrence: Originally the genus was thought to be of Lower Albian or Middle Albian age (WRIGHT 1957: L400), but in a short revision by CASEY (1966: 551) 'the Lower Albian dating of *Cymahoplites*' is confirmed. Especially there is an association with *Leymeriella tardefurcata* (LEYMERIE, in D'ORBIGNY 1841), the index species for the lower Lower Albian. The genus is best known from the former central (type) and southern USSR. Furthermore a 'septate fragment' (CASEY 1961: 168) from England and some small, mostly fragmented specimens from Canada (JELETZKY 1964: pl. 24, fig. 10; pl. 26, fig. 6, 10) have been described.

Genus *Lemuroceras* SPATH, 1942

Type species: *Lemuroceras aburense* (SPATH, 1933)

Lemuroceras tibeticum n. sp.

(Pl. 1, Fig. 10, 11, Text-fig. 8)

Holotype: Af 18/1.

Derivatio nominis: The name refers to the region where the species was found.

Locus typicus: South Tibet, area of Gamba, lower part of section A.

Stratum typicum: Gamba Group, basal part of the Chaquiela Formation, probably within the range of upper Lower Albian to lower Middle Albian.

Diagnosis: *Lemuroceras* with evolute coiling, subquadrate, only slightly compressed whorl section and dense ribbing.

Material: One good preserved and only a little corroded specimen from the basal Chaquiela Formation of the Gamba Group (Section A). Another broken and somewhat crushed specimen, probably the same species, is from the same section and formation, from a level 150 m deeper in the Chaquiela Formation.

Description: The holotype (pl. 1, fig. 10) consists of almost one whorl. The following measurements can be given:

	D	Wh	Wb	Wh/Wb	U
Af 18/1	36	12.5 (0.35)	12(0.33)	1.05	13(0.36)

The coiling is rather evolute, the whorl height increases slowly. The whorl section is subquadrate, slightly compressed with flat and somewhat converging flanks and a tabulate external side. The greatest thickness of the whorl is at the distinct and slightly elongated umbilical tubercles. There exist nine at the last half whorl.

At each umbilical tubercle three, sometimes only two, ribs are bundled. Somewhat irregularly between two bundles a further rib is intercalated, starting at the lower part of the flank. All ribs are slightly sinuous on the flanks and straight across the external side. There are approximately 35 ribs on the last half whorl. The suture line shows a prominent broad and deep bifid lateral lobe (fig. 8).

The second specimen (pl. 1, fig. 11) is less well preserved. The maximum diameter was approximately 50 mm but no exact measurements can be given. Coiling, whorl section and type of ornamentation seem to be identical with the holotype. Only the umbilical tubercles and also the ribs are somewhat stronger. But this ought be because of its later ontogenetic stage.

Discussion: The specimens belong to *Lemuroceras*, which has close relationships with the genus *Cymahoplites* SPATH, 1922 (see there). Characteristics for *Lemuroceras* are the strong ribbing and the obliquity of the elongated umbilical nodes. Also the slow increase of whorl height is a feature of *Lemuroceras* rather than of *Cymahoplites*.

Within the genus *Lemuroceras* the Tibetan material can not be identified with one of the known species. The combination of evolute coiling, subquadrate whorl section and dense ribbing is unique and may be reason enough to establish a new species.



Fig. 8: Suture line of *Lemuroceras tibeticum* n. sp. (holotype, specimen Af 18/1, see also pl. 1, fig. 10).

The closest affinities exist to *L. spathi* COLLIGNON, 1949 and *L. umbilicatum* COLLIGNON, 1963. The latter has been regarded by its author as a variation (subspecies?) of *L. spathi* (see COLLIGNON 1963: 97). *L. spathi* has a comparable dense ribbing but a more involute coiling and a clearly more compressed whorl section (see the measurements in COLLIGNON 1949: 67). In *L. umbilicatum* the coiling is comparable to *L. tibeticum* (U = 0.34) but also the ribbing is less dense. Only in *L. dubium* COLLIGNON, 1949 the whorl section (Wh/Wb = 1.0) is comparable but this species has also a closer coiling and the ribbing is much coarser.

Occurrence: From *L. tibeticum* only isolated specimens exist from southern Tibet. The stratigraphic position is presumably within the upper Lower Albian to lower Middle Albian interval - in accordance with the known stratigraphic range of the genus.

Superfamily Hoplitaceae H. DOUVILLÉ, 1890

Family Hoplitidae H. DOUVILLÉ, 1890

Subfamily Anahoplitinae BREISTROFFER, 1947

Genus *Pleurohoplites* SPATH, 1921

Subgenus *Pleurohoplites* (*Pleurohoplites*) SPATH, 1921

Type species: *P.* (*Pleurohoplites*) *renauxianus* (D'ORBIGNY, 1840)

Pleurohoplites (*Pleurohoplites*) *robusticostatus* n. sp.

(Pl. 1, Fig. 8, 9)

Holotype: If 1/1.

Derivatio nominis: The name refers to the strong ribs which are unusual in the subgenus.

Locus typicus: South Tibet, area of Gamba, section I.

Stratum typicum: Chaquiela Formation of Gamba Group, probably Upper Albian.

Diagnosis: *P.* (*Pleurohoplites*) with a relatively dense ribbing. Ribs strong and rounded, crossing the external side without interruption.

Material: From the Gamba Group section I (not measured) four specimens belong to the subgenus *P.* (*Pleurohoplites*). Two of them can be identified as belonging to a new species. Both of these are preserved as external moulds of which casts have been made.

Description: The holotype (pl. 1, fig. 8) has a maximum diameter of 46 mm. The coiling is rather evolute, the umbilicus is 16 mm (0.35) wide. The cross section is compressed with flattened flanks. The greatest thickness is at the umbilical tubercles, the external side is fastigate. Due to poor preservation no exact measurements can be given.

At the umbilical edge of the last whorl arise 13 somewhat elongated umbilical tubercles running oblique to the umbilical edge. At each two strong and rounded ribs start, the one cross the flank straight, the other is convex at the inner flank and straight on the outer flank. On the innermost part single ribs without umbilical tubercles are sometimes intercalated. All ribs bear strong tubercles which have a tendency to be clavi. The ribs are weakened at the external side but are not interrupted. From the suture line nothing is visible.

The second specimen (pl. 1, fig. 9) probably is an inner whorl of the same species, with a diameter of 32 mm. At this earlier stage the coiling is the same, the umbilicus 11 mm (0.34). The external side seems to be more rounded but is also subcarinate, the ribbing is somewhat denser with more intermediate ribs. The ribs are less straight and more flexuous and are also weakened at the external side.

Discussion: The specimens have characteristics of both subgenera of *Pleurohoplites*, *P.* (*Pleurohoplites*) and *P.* (*Arrhaphoceras*) WHITEHOUSE, 1927. The compressed whorl section and the persistance of the external tubercles are typical of *P.* (*Pleurohoplites*) but the ribs which cross the external side without interruption are more a feature of *P.* (*Arrhaphoceras*). This shows the close relationship between both forms which are regarded here as subgenera following WRIGHT (1957: L398 and 1996: 117) rather than two separated genera as listed by KENNEDY & HANCOCK (1978: V1O).

Within *P.* (*Pleurohoplites*) the ornamentation with strong and rounded ribs, which cross straight the flanks and also the external side without interruption, is quite different to all known species. In the type species, *P.* (*P.*) *renauxianus*, the ribs are finer, concave and interrupted on the external side. *P.* (*P.*) *epigonus* SPATH, 1928 has also strong ribs. But this hardly known species has a wider ribbing and a subtabulate external side where the ribs also are interrupted.

Occurrence: *P.* (*P.*) *robusticostatus* is known only from the Upper Albian of southern Tibet. The stratigraphic range is suggested only because this subgenus is constricted to this period of time.

Subfamily Hoplitinae H. DOUVILLÉ, 1910

Genus *Callihoplites* SPATH, 1925

Type species: *Callihoplites catillus* (J. DE C. SOWERBY, 1827)

In the lower part of the Gamba Group of section A more than a dozen specimens of the genus *Callihoplites* are preserved as crushed external moulds of which rubber casts have been made. They are concentrated near the top of the Chaquiela Formation of Gamba Group (Section A).

Callihoplites tetragonus (SEELEY, 1865)

(Pl. 1, Fig. 6)

1928 *Callihoplites tetragonus* (SEELEY) - SPATH: 210; pl. 22, fig. 1-2, 9-10; pl. 23, fig. 11(?); text-fig. 66 (with synonymy).

Material: More than half a dozen of the mentioned specimens of *Callihoplites* belong to this species.

Description: Exact measurements can not be given. The maximum diameter was almost 50 mm. The coiling is moderately evolute, the external side seems to be rounded. There are strong umbilical tubercles, 12-13 per half whorl. From each tubercle arise 2-3 ribs, which cross straight or slightly flexuous the flanks. Often two are looped and end at ventrolateral tubercles, which are somewhat clavi. Of the suture line nothing is visible.

Discussion: Size, coiling and sculpture are typical for the genus *Callihoplites*, which is very similar to *Dimorphoplites* SPATH, 1925 but can be distinguished by means of its slightly rounded external side. Within *Callihoplites* a complete correspondence is seen to *C. tetragonus*, especially to *C. tetragonus* var. *vulgaris* SPATH, 1928 (p. 212; pl. 22, fig.1). Characteristic is the throughout coarse ornamentation, the short and only very slightly falcoid ribs and the prominent inner and outer tubercles. Also *C. auritus* (J. SOWERBY, 1816) has a coarse ornamentation, but the costation of this species seems to be more regular and the outer tubercles are all 'clavi parallel to the ventral edges' (SPATH 1928: 212).

Occurrence: *C. tetragonus* has been described from the Upper Albian (*dispar* Zone) of southern England.

Callihoplites cf. *glossonotus* (SEELEY, 1865)

(Pl. 1, Fig. 7)

Material: Nearly half a dozen of the referred specimens of *Callihoplites* are closely related to *C. glossonotus*.

Description: The diameter is approximately 50 mm, the coiling rather evolute. An exact reconstruction of the cross section and exact measurements are not possible. The sculpture consists of dense and somewhat sigmoidal ribs, strong umbilical nodes, 13-14 per half whorl and smaller outer tubercles. Nothing is visible of the suture line.

Discussion: The specimens can be compared best with *C. glossonotus* (see SPATH 1928: 223; pl. 23, fig. 2; text-fig. 72, with synonymy), but this species is poorly known. Contrary to the specimen figured by SPATH, the Tibetan material seems to be more evolute, the whorl height is increasing slower and the costation is somewhat more irregular. As nothing is known about the variability of the species the identification is uncertain. However, these specimens are different from *C. tetragonus*, described above, in its relatively fine and dense ribbing as well as in the smaller outer tubercles.

Occurrence: The species *C. glossonotus* is known from the Upper Albian of southern England. A taxon called '*Callihoplites* cf. *glossonotus* (SEELEY) SPATH' is mentioned also from the Kirchrode I borehole, northern Germany (WIEDMANN & OWEN 2001: 167).

Superfamily Acanthocerataceae GROSSOUVRE, 1894

Family Brancoceratidae SPATH, 1934

Subfamily Brancoceratinae SPATH, 1934

Genus *Hysteroceras* HYATT, 1900

Type species: *Hysteroceras varicosum* (J. DE C. SOWERBY, 1824)

Hysteroceras semileve HAAS, 1942

(Pl. 1, Fig. 5)

1942 *Hysteroceras semileve*, forma typica – HAAS: 42; pl. 5, fig. 19; pl. 7, fig. 8-11; text-fig. 5c, 5h.

1942 *Hysteroceras semileve* var. *sparsicostata* – HAAS: 44; pl. 5, fig. 22; pl. 7, fig. 13; text-fig. 5g-h.

1968 *Hysteroceras semileve* HAAS – RENZ: 63; pl. 11, fig. 6; text-fig. 22g-h.

Material: More than a dozen specimens of the genus have been found in one level at the top of the Chaquiela Formation of Gamba Group (Section A), some of which can be identified at species level.

Description: All the specimens are small (diameter maximal 20 mm) and crushed, therefore no exact measurements can be given. The coiling is rather involute with a shallow umbilicus and steep umbilical walls. The flanks are flattened and the outer side is keeled. There exist broad flattened ribs, starting out almost in pairs, rarely as single ribs at small umbilical nodes. The ribs are very weak at the lower flank but strong at the outer side where they are projected somewhat forward. Per half whorl there are 14-15 ribs between which the intercostals are somewhat smaller. Of the suture line nothing is visible.

Discussion: The micromorph specimens are clearly related to the genus *Hysteroceras* from which *Spathiceras* WHITEHOUSE 1927 can be regarded as a junior synonym (COOPER & KENNEDY 1979: 267). The rather involute coiling, the number of broad ribs and there projection at the outer flank have the best correspondence with *H. semileve* and its

---

Plate 2

Fig. 1: *Mortoniceras* (*Deiradoceras*) *bispinosum* (SPATH); Section V (Gamba Group at Duela, Vf 16/3); a-b: lateral views, c: ventral view; x 2/3.
Fig. 2: *Mortoniceras* (*Mortoniceras*) *pricei* (SPATH); Section V (Gamba Group at Duela, Vf 15/1); x 2/3.
Fig. 3: *Mortoniceras* (*Mortoniceras*) *rostratum* (J. SOWERBY); Section V (Gamba Group at Duela, Vf 16/1); x 2/3.
Fig. 4: *Mortoniceras* (*Mortoniceras*) *intermedium* SPATH; Section V (Gamba Group at Duela, Vf 17/1); x 2/3.



IMMEL & HE: Cretaceous cephalopods of the Tethyan Himalaya of southern Tibet

var. *sparsicostata*. The most closely related species, *H. propinquum* HAAS, 1942, may be distinguished by its weaker ribs which are also straight and not distinctly sigmoidal.

Occurrence: *H. semileve* (including several 'varieties') has been described from the Upper Albian of Madagascar and Switzerland.

Subfamily Mortoniceratinae H. DOUVILLE, 1912

Genus *Mortoniceras* MEEK, 1876

Subgenus *Mortoniceras* (*Mortoniceras*) MEEK, 1876

Type species: *M.* (*Mortoniceras*) *vespertinum* (MORTON, 1834)

Mortoniceras (*Mortoniceras*) *intermedium* SPATH, 1932

(Pl. 2, Fig. 4)

1971 *Mortoniceras* (*Mortoniceras*) *pricei* aff. *intermedium* SPATH – RENZ: 596; pl. 6, fig. 1, 2(?); pl. 7, fig. 2; text-fig. 5i, 7f (with synonymy).

1995 *Mortoniceras* (*Mortoniceras*) *pricei intermedium* SPATH – WIEDMANN & DURR: 21, figs. 3 B-C, 4 A (with synonymy).

Material: One specimen from the calcareous facies within the Gamba Group at Duela (section V).

Description: The well preserved specimen is somewhat broken and flattened. The diameter was approximately 180 mm. The coiling is very evolute and the whorl section compressed but no exact measurement is possible.

On the inner whorl there is a somewhat irregular alternation of the dense ribs, bifurcating at umbilical nodes or intercalating on the lower part of the flank. All ribs have small lateral tubercles and bigger ventrolateral ones. On the outer whorls the simple straight ribs are more distant, mostly beginning at umbilical nodes or starting at the lower flank, always with small lateral and heavy ventral tubercles. No details of the suture line are visible.

Discussion: The best agreement exists with *M.* (*Mortoniceras*) *intermedium* in size, coiling and the sculpture with straight tuberculate ribs, closer at the inner whorls and more distant at the later stages (see number and direction of ribs by SPATH 1932: pl. 38, fig. 5 for a smaller specimen and RENZ 1971: pl. 6, fig. 1a for a larger one).

In the interpretation of SPATH (1932: 392) and later authors, *M.* (*M.*) *intermedium* is only a subspecies of *M.* (*Mortoniceras*) *pricei* SPATH, 1922 and a transitional form to *M.* (*Durnovarites*) *kiliani* (LASSWITZ, 1904). But from the first it could be distinguished for example by the precence of weak lateral tubercles (see also discussion there), whereas the latter is not consistent with the definition of the subgenus treated here, especially because of its quadrituberculation.

Occurrence: *M.* (*M.*) *intermedium* has been described from the Upper Albian of South England, Madagascar, Venezuela and also from the Xigaze Group of South Tibet. The species may be restricted to the *inflatum* Zone.

Mortoniceras (*Mortoniceras*) *pricei* (SPATH, 1922)

(Pl. 2, Fig. 2)

1999 *Mortoniceras* (*Mortoniceras*) *pricei* (SPATH, 1922) – KENNEDY et al.: 1109, fig. 8-9, 10.6 (with synonymy).

Material: One specimen of nearly half a whorl from the calcareous facies within the Gamba Group at Duela (Section V).

Description: The maximum diameter has been approximately 180 mm, the exact whorl section can not be reconstructed. The strong ribs are most simple, somewhat irregularly alternating long and shorter ones, or rarely also bifurcating at umbilical nodes. The long ribs start all at radially elongated umbilical tubercles. All ribs are very slightly falcoid on the flank but stronger projected forward at the outer shoulder. They all bear ventral nodes. Only some details of the suture line are visible.

Discussion: The specimen agrees well with *M.* (*Mortoniceras*) *pricei* as described by SPATH (1932: 391ff.) and others. *M.* (*M.*) *pricei* is closely related to *M.* (*Mortoniceras*) *intermedium* SPATH, 1932 (see discussion there). But in contrast to this species *M.* (*M.*) *pricei* has a denser ribbing on the outer whorl and more sinous ribs. Also it lacks lateral tubercles and the umbilical tubercles are ontogenetically longer prominent.

Occurrence: *M.* (*M.*) *pricei* is widely distributed and known from western Europe, Poland and the former USSR, as well as from northern Africa, Nigeria, Madagascar, Texas and Venezuela. The species is restricted to the lower Upper Albian (*inflatum* Zone).

Mortoniceras (*Mortoniceras*) *rostratum* (J. SOWERBY, 1817)

(Pl. 2, Fig. 3)

1985 *Mortoniceras* (*Subschloenbachia*) *rostratum* (J. SOWERBY 1817) – IMMEL & SEYED-EMAMI: 96; pl. 3, fig. 2 (with synonymy).

1998 *Mortoniceras* (*Subschloenbachia*) *rostratum* (J. SOWERBY, 1817) – KENNEDY et al.: 17, figs. 9-11, 13-18 (with synonymy).

1998 *Mortoniceras* (*Mortoniceras*) *rostratum* (SOWERBY, 1817) – MATSUMOTO et al.: 176, figs. 4-7 (with synonymy).

Material: Two isolated specimens from the calcareous facies within the Gamba Group at Duela (Section V).

Description: The better preserved specimen has a diameter of 115 mm. The coiling is evolute, the umbilical diameter 43 mm (0.37), the whorl section can not be measured because of secondary flattening. The ribs are first close, simple or branching at the umbilical edge. After a diameter of nearly 60 mm the ribs become stronger and distant, finally there are 11 ribs per half whorl. All ribs are tuberculate, on the inner whorl they may be quadrituberculate, later on they are clearly trituberculate, with small umbilical and lateral and prominent ventral nodes, the latter developing to be clavate. Only few details of the suture line are visible.

Discussion: There is good correspondence with *M.* (*M.*) *rostratum* in measurements (see SPATH 1932: 401) and development of the sculpture. Especially the rapid formation

of distant single ribs is characteristic and the best argument to distinguish the specimens from *Mortoniceras* (*Mortoniceras*) *inflatum* (J. SOWERBY, 1818).

Occurrence: *M.* (*M.*) *rostratum* has been described from the Anglo-Paris basin, Hungary, former southern USSR, and central Iran as well as Angola, Madagascar, Japan and Texas. The species is restricted to the uppermost Albian (*dispar* Zone).

Subgenus *Mortoniceras* (*Deiradoceras*) VAN HOEPEN, 1931

Type species: *M.* (*Deiradoceras*) *prerostratum* SPATH, 1921

Mortoniceras (*Deiradoceras*) *bispinosum* (SPATH, 1921)

(Pl. 2, Fig. 1)

1975 *Mortoniceras* (*Deiradoceras*) *bispinosum* (SPATH, 1921) – FORSTER: 228; pl. 12, fig. 2, 5; text-fig. 73 (with synonymy).

Material: One specimen from the calcareous facies within the Gamba Group at Duela (Section V).

Description: The specimen consists of more than half a whorl and is nearly not crushed, so that some measurements can be given. These are compared with those of the type species (SPATH 1921: 285) as following:

	D	Wh	Wb	U
SPATH 1921	148	(0.32)	(0.30)	(0.44)
Vf 16/3	134	42(0.31)	39(0.29)	61(0.46)

The coiling is evolute, the whorl section subquadrate. The ribs are strong, more or less alternate simple or bifurcating at strong umbilical nodes. All ribs bear external tubercles. On the outer side there are 19 ribs at a half whorl. This is somewhat more than in the two complete specimens figured by FÖRSTER (1975: pl. 12, fig. 2, 5), but these are of a smaller size. Only some details of the suture line are visible.

Discussion: Coiling, measurements and sculpture agree very well with the data given by SPATH (1921) for a specimen of Zululand and two specimens of southern Mozambique, described by FORSTER (1975). *M.* (*D.*) *bispinosum* is most similar to the type species *M.* (*D.*) *prerostratum* (SPATH, 1921). This species is distinguished from *M.* (*D.*) *bispinosum* by the coarser ribs and the umbilical nodes being situated higher on the flanks. But one should note that according to FORSTER (1975: 229) there exist transitional specimens between the two species.

Occurrence: *M.* (*D.*) *bispinosum* has been described so far from the lower Upper Albian of South Africa, southern Mozambique and Madagascar.

Mortoniceras (*Deiradoceras*) *devonense* SPATH, 1933

(Pl. 3, Fig. 4)

1971 *Mortoniceras* (*Deiradoceras*) *devonense* SPATH – RENZ: 605; pl. 10, fig. 1; pl. 11, fig. 2; text-fig. 6a, 6b, 7d, 7k (with synonymy).

Material: Three specimens from the calcareous facies within the Gamba Group at Duela (Section V), in one of which the identification is somewhat uncertain.

Description: The specimens are incomplete and somewhat crushed, therefore no exact measurements can be given. The best preserved specimen (pl. 3, fig. 4) had a diameter of approximately 140 mm and a subquadrate whorl section, a little higher than wide. At first nearly all ribs are bifurcating at the umbilical nodes which are somewhat elongated radially. Later on single ribs are sometimes intercalated. All ribs bear external nodes, slightly projected tangentially. The suture line is nearly invisible.

Discussion: The specimen is matching *M.* (*D.*) *devonense* in coiling, whorl section and sculpture. Especially there is some similarity with the variety *compressa* described from southern England (SPATH 1932-33: 420; pl. 39, fig. 1). *M.* (*D.*) *devonense* can be distinguished from the closely allied species *M.* (*D.*) *bispinosum* (SPATH, 1921) by the whorl height which is increasing faster, and the projection of the external nodes.

Occurrence: *M.* (*D.*) *devonense* is known from the Upper Albian of western Europe, South Africa and Venezuela. In England and France the species is restricted to the lower Upper Albian (*inflatum* Zone).

Subgenus *Mortoniceras* (*Durnovarites*) SPATH, 1932

Type species: *Mortoniceras* (*Durnovarites*) *perinflatum* (SPATH, 1922)

Mortoniceras (*Durnovarites*) *kiliani* (LASSWITZ, 1904)

(Pl. 3, Fig. 1)

1932 *Mortoniceras* (*Pervinquieria*) *kiliani* (LASSWITZ) – SPATH: 408; pl. 38, fig. 1, 2; pl. 42, fig. 1; pl. 47, fig. 1; text-fig. 140 (with synonymy).

Material: One isolated specimen, found several meters out of section G in the same facies of the Chaquiela Formation of the Gamba Group.

Description: The diameter was something less than 100 mm, the coiling is rather evolute. No exact measurements can be given because the specimen is somewhat crushed. The section is subrectangular with parallel flanks, broad and keeled external sides and a deep umbilicus. The ribs are mostely bifurcating at the umbilical edge. They bear four tubercles: umbilical, lateral, marginal and external. At a diameter of approximately 65 mm there exist 21 ribs and 11 umbilical nodes per half whorl. The suture line is not visible.

Discussion: In coiling, cross section and sculpture the specimen is a typical *M.* (*D.*) *kiliani*. The holotype of this species has the same number of ribs and umbilical nodes at a comparable size (see SPATH 1932: text-fig. 140). According to SPATH (op. cit.: 408) *M.* (*D.*) *kiliani* may 'be somewhat transitional' to *Mortoniceras* (*Durnovarites*) *pachys* (SEELEY, 1865). But from this species *M.* (*D.*) *kiliani* can be distinguished because it is less densely ribbed and has a more inflated cross section.

Occurrence: *M.* (*D.*) *kiliani* has been described from the Upper Albian of Texas and Southern England. It is also mentioned from Poland (see MARCINIOWSKI & WIEDMANN 1990: 88).

Genus *Goodhallites* SPATH, 1932

Type species: *Goodhallites goodhalli* (J. SOWERBY, 1820)

Goodhallites procerum (VAN HOEPEN, 1942)
(Pl. 3, Fig. 2)

1942 *Lethecerus procerum* n. sp. – VAN HOEPEN: 146; text-fig. 162-163.

Material: One fragmentary specimen from the calcareous facies within the Gamba Group at Duela (Section V).

Description: The broken and crushed specimen has a diameter of approximately 80 mm, the whorl section cannot be reconstructed exactly. The coiling is relatively involute (umbilical diameter approximately 25 mm). The ribs are straight to slightly sinuous. They start at small umbilical tubercles or are intercalated on the flanks. They get wider to the outer side and terminate before reaching the keel in heavy nodes. Only some relics of the suture line can be seen.

Discussion: Size, coiling and presumed whorl section, with a little bit convergent flanks, and sculpture are typical of *Letheceras* VAN HOEPEN, 1942, which is regarded as a junior synonym of *Goodhallites* by WRIGHT (1996: 142).

Within this genus the best match is found with *G. procerum* in size, involution and number of ribs per half whorl (15-16). There are some species very similar to *G. procerum*, especially *G. densicostatum* VAN HOEPEN, 1942 and *G. proximum* VAN HOEPEN, 1942. The first can be distinguished from *G. procerum* by the greater number of ribs per half whorl (20), the latter by the slender ribs and the smaller external nodes which become more clavate.

Occurrence: *G. procerum* has been described only from the lower Upper Albian of Zululand (South Africa).

Goodhallites cf. *gracillimum* (KOSSMAT, 1895)
(Pl. 3, Fig. 7)

Material: Four specimens from the uppermost part of the Chaquiela Formation of Gamba Group (Section A).

Description: All specimens are crushed and mostely incomplete, so that exact measurements can not be given. The maximum diameter has been approximately 55 mm. The coiling is rather evolute, the whorl height increases rapidly. The flanks are flattened, the outer side is keeled. Most of the ribs are starting in pairs or as single ribs from distinctive umbilical tubercles, but also some secondary ribs begin higher on the flanks. All ribs are widening at the outer flank and end in broad ventrolateral nodes. At first the ribs are straight and nearly interrupted on the midflank, but later on they are falcoid and externally projected forward. Of the suture line no details are visible.

Discussion: The best correspondence is found with *G. gracillimum*, a form which was compared by SPATH (1934: 472) with the inner whorls of the subgenus *Mortoniceras* (*Deiradoceras*) VAN HOEPEN, 1931, but belongs to *Goodhallites* according to FORSTER (1975: 240). He regarded this genus as a subgenus of *Prohysteroceras* SPATH, 1921 as WRIGHT (1957: L 406) has done previously.

Because of the crushed and incomplete preservation the species identification seems not quite sure. Especially the closely related species *G. besakatrense* COLLIGNON, 1963 can be distinguished only due to its more compressed cross section and the more straight and slightly broader ribs.

Occurrence: The species *G. gracillimum* is known from the Upper Albian of southern India, southern Mozambique, and somewhat questionable from South Africa.

Family Acanthoceratidae DE GROSSOUVRE, 1894
Subfamily Mantelliceratinae HYATT, 1903
Genus *Mantelliceras* HYATT, 1900

Type species: *Mantelliceras mantelli* (J. SOWERBY, 1814)

Of this genus exist four specimens, two each of sections B and G of the Ganbacunkou Formation of the Gamba Group, but only the two specimens of section B can be identified on species level.

Mantelliceras cf. *mantelli* (J. SOWERBY, 1814)
(Pl. 3, Fig. 6)

Material: One isolated fragment of nearly half a whorl of the phragmocone from section B (Ganbacunkou Formation of Gamba Group).

Description: The slightly distorted specimen had a diameter of approximately 45 mm. The coiling is moderately involute, the whorl section somewhat depressed with flattened flanks and ventral sides. The sculpture consists of 16 alternating long and short ribs with umbilical, lower and upper

Plate 3

Fig. 1: *Mortoniceras* (*Durnovarites*) *kilani* (LASSWITZ); Section G (Chaquiela Formation of Gamba Group, Gf 16/1); a: frontal view, b: lateral view; x 1.

Fig. 2: *Goodhallites procerum* VAN HOEPEN; Section V (Gamba Group at Duela, Vf 17/2); x 1.

Fig. 3: *Eucalycoceras collignoni* (FABRE); Section B (Ganbacunkou Formation of Gamba Group, Bf 74/1), x l.

Fig. 4: *Mortoniceras* (*Deiradoceras*) *devonense* SPATH; Section V (Gamba Group at Duela, Vf 17/3), x 1.

Fig. 5: *Mantelliceras lymense* (SPATH); Section B (Ganbacunkou Formation of Gamba Group, Bf 31/1); a: ventral view, b: lateral view; x 1.

Fig. 6: *Mantelliceras* cf. *mantelli* (J. SOWERBY); Section B (Ganbacunkou Formation of Gamba Group, Bf 35/1); a: ventral view, b: lateral view; x l.

Fig. 7: *Goodhallites* cf. *gracillimum* (KOSSMAT); Section A (Chaquiela Formation of Gamba Group, Af 150/1), x 1.



IMMEL & HE: Cretaceous cephalopods of the Tethyan Himalaya of southern Tibet

ventrolateral tubercles. No lateral tubercles are visible, perhaps due to corrosion. The suture lines are well preserved.

Discussion: The specimen is clearly a *Mantelliceras*. The closest similarity is found with the type species *M. mantelli* because of its small size and coiling, the slightly depressed whorl section and the density of the ribs. But there is a little difference in tuberculation (lacking of lateral tubercles) and the preservation is too poor; so the determination can not be sure.

Occurrence: *M. mantelli* is the index species for the lowermost standard zone of the Cenomanian and has a widespread distribution in Europe, Africa and Asia as stated by IMMEL & SEYED-EMAMI (1985: 99), KENNEDY et al. (1986: 27), and IMMEL (1987: 103).

Mantelliceras lymense (SPATH, 1926)

(Pl. 3, Fig. 5)

1986 *Mantelliceras lymense* (SPATH) - KENNEDY, JUIGNET & WRIGHT: 27; fig. 5a-f; fig. 6d-e; fig. 16e-f (with synonymy).

Material: One moderately preserved fragment, a quarter of a whorl of a phragmocone from section B (Ganbacunkou Formation of Gamba Group).

Description: The diameter of the specimen was approximately 100 mm. Exact measurements are not possible. The whorl section is subrectangular, slightly wider than high, with flattened flanks and a tabulate venter. The umbilical wall is vertical. The ribs, regularly long and short, are coarse and straight. There are only strong elongated umbilical nodes and rather weak upper ventrolateral tubercles. Parts of the suture are preserved.

Discussion: The specimen can best be compared with *M. lymense*, a synonym of *Mantelliceras costatum* (MANTELL, 1822) (which is invalid due to homonymy) according to WRIGHT & KENNEDY (1984: 102). The whorl section, the straight and coarse ribs and especially the rare tuberculation are important points for this identification.

Occurrence: *M. lymense* is widespread in the Lower Cenomanian of western Europe, the Central Iran and Tunesia.

Subfamily Acanthoceratinae DE GROSSOUVRE, 1894

Genus *Eucalycoceras* SPATH, 1923

Type species: *Eucalycoceras pentagonum* (JUKES-BROWNE, 1896)

Eucalycoceras collignoni (FABRE, 1940)

(Pl. 3, Fig. 3)

1972 *Eucalycoceras* (*Eucalycoceras*) *collignoni* (FABRE) - THOMEL: 85; pl. 27, fig. 7 (with synonymy).

Material: Four specimens from the genus are from the upper part of the Ganbacunkou Formation of Gamba Group (Section B), but only two crushed fragments can be identified at the species level and belong to here.

Description: The better preserved specimen has a diameter of approximately 75 mm, but no exact measurements can be given. The coiling is moderately involute, about half of the previous whorl being covered. The whorl section can not be reconstructed exactly but was probably compressed with flattened flanks.

There are long ribs, seven on the last quarter of the whorl, which arise from sometimes elongated umbilical tubercles and pass across the flank with gentle flexing. They are separated by one or almost two intercalated ribs of quite irregular length starting from below mid-flank. At first all ribs are bearing distinct lower and upper ventrolateral tubercles, which will be lost at the end of the whorl. Sometimes there are indications of siphonal tubercles. The sutures are not visible even at the better preserved specimens.

Discussion: Coiling and sculpture are typical for the genus *Eucalycoceras*. The density of the ribs and the clavate form of the ventrolateral tubercles are most similar to *E. collignoni*. From this species the rather similar type species *E. pentagonum* is separated in having more flattened ribs with smaller interspaces. Also there is some similarity to *E. gothicum* (KOSSMAT, 1895), but this species can be distinguished from *E. collignoni* by the strong projection of the umbilical tubercles into the umbilicus.

Occurrence: *E. collignoni* has been described previously only from the Upper Cenomanian of SE-France.

Family Collignoniceratidae WRIGHT & WRIGHT, 1951

Subfamily Texanitinae COLLIGNON, 1948

Genus *Submortoniceras* SPATH, 1926

Type species: *Submortoniceras woodsi* (SPATH, 1921)

Submortoniceras tenuicostulatum COLLIGNON, 1948

(Pl. 4, Fig. 1)

1970 *Submortoniceras tenuicostulatum* COLL. - COLLIGNON: 44; pl. 176, fig. 2317 (with synonymy).

Material: Two isolated specimens from the upper part of section CA (middle Zongshan Formation), one of which is poorly preserved and corroded, the other is a well preserved phragmocone.

Description: From the better preserved specimen the following measurements can be given:

	D	Wh	Wb	Wh/Wb	U
CAf 74/1	112	46(0.41)	37(0. 33)	1.25	35(0.31)

The coiling is moderately evolute, the whorl height increases rapidly. The whorl section is compressed with flattened flanks and external side, and an overhanging umbilical wall. The pentatuberculate ribs are dense, starting simple or bifurcating at strong umbilical tubercles. They pass across the flank slightly prorsiradiate and end on clavate external tubercles. Additionally weak lateral, submarginal and marginal tubercles exist. The ornament seams to be attenuated on the outer whorl. The sutures are not distinct but appear to be of normal texanitid type.

Discussion: The tight coiling and ornamentation, especially the attenuation of the latter on the outer whorl, show that the specimens belong to *Submortoniceras*. The compressed whorl section and the fairly narrow umbilicus is most similar to *S. tenuicostulatum*. As discussed broadly by KENNEDY & KLINGER (in KENNEDY, KAUFFMAN & KLINGER 1973: 103) and KLINGER & KENNEDY (1980: 253ff.) this species may be included as a junior synonym in the type species *S. woodsi*, but till now this is an unresolved problem.

Occurrence: *S. tenuicostulatum* has been described from the middle Campanian (Zone of *Pachydiscus grossouvrei*) of Madagascar.

Suborder Ancyloceratina WIEDMANN, 1966

Superfamily Ancylocerataceae GILL, 1871

Family Ancyloceratidae GILL, 1871

Subfamily Helicancylinae HYATT, 1894

Genus *Toxoceratoides* SPATH, 1924

Type species: *Toxoceratoides royerianum* (D'ORBIGNY, 1842)

Toxoceratoides aff. *royerianum* (D'ORBIGNY, 1842)

(Pl. 4, Fig. 6)

Material: One fragment from the middle part of the Ganbadongshan Formation of Gamba Group (Section A). For the most part it is only a cavity in a concretion from which a cast was made.

Description: The fragment consists of a part of the nearly straight shaft and the beginning of the hook. The whorl section of the shaft is subcircular, the hook is somewhat compressed and subrectangular. On the shaft the prorsiradiate ribs are alternatively primaries, with weak umbilical, and stronger lateral and external nodes, and weaker nontuberculate intercalatories. Between the umbilical and lateral tubercles and also between the latter and the external ones, the primary ribs may be looped. On the hook the tuberculation of the ribs disappears, the external tubercles at last. Of the suture line nothing is visible.

Discussion: The alternation of strong tuberculate and fine nontuberculate ribs is typical for *Toxoceratoides*, contrasting the closely allied *Helicancylus* GABB, 1869 and *Tonohamites* SPATH, 1924 (see there).

A list of species belonging to *Toxoceratoides* is given by KLINGER & KENNEDY (1977: 307) and AGUIRRE URRETA (1986: 296f.). The best correspondence is seen in the type species *T. royerianum*, especially the very regular alternation of primaries and intercalatories, the looping of the primary ribs on the shaft and the rapid expansion of the whorl on the final hook. But contrary to the French type species, the whorl section is compressed in the Tibetan specimen and not depressed and also on the final hook the umbilical tubercles disappear (see the neotype of *T. royerianum* in CASEY 1961: 79f. and text-fig. 30a-c).

Occurrence: The genus *Toxoceratoides* ranges from the Upper Barremian to the Upper Aptian and is known from Europe, California, Mozambique, South Africa and Patagonia. The Tibetan specimen is from the Upper Aptian.

Genus *Tonohamites* SPATH, 1924

Type species: *Tonohamites decurrens* SPATH, 1924

Tonohamites multituberculatus n. sp.

(Pl. 4, Fig. 3, 4)

Holotype: Af 71/8.

Derivatio nominis: The name refers to the numerous and long persisting nodes, which are unusual for the genus.

Locus typicus: South Tibet, area of Gamba, section A.

Stratum typicum: Gamba Group, middle level of the Ganbadongshan Formation, Upper Aptian.

Diagnosis: *Tonohamites* with regular trituberculate ribs on the whole shaft.

Material: Two specimens from a middle level of the Ganbadongshan Formation of Gamba Group (Section A).

Description: The holotype (pl. 4, fig. 3) is a nearly complete and only slightly crushed specimen, existing as a cavity in a concretion, from which a cast was made. The second specimen (pl. 4, fig. 4), also a cast, is less complete and somewhat more crushed.

The coiling is toxoceratid in the sense of AGUIRRE URRETA (1986: 282, fig.7). The holotype has a maximum height of 47.5 mm. The whorl section of the shaft is somewhat ovoid, on the hook becomes subcircular. The broadly rounded ribs are straight on the initial spiral and slightly prorsiradiate on the shaft. There are 5-6 ribs within a distance equal to the whorl height.

On the early spiral and on the shaft all ribs bear small and rounded umbilical and lateral tubercles. Where the external side can be seen, there exist also a row of external tubercles, so the species is - at least at times - trituberculate. At the beginning of the hook the lateral and external tubercles disappear and only some ribs still bear weak umbilical nodes. Of the suture line nothing is visible.

Discussion: The generic allocation of the specimens is somewhat difficult as they share characteristics of *Tonohamites* and *Helicancylus* GABB, 1869. The presence of trituberculate ribs on the shaft would be characteristic for *Helicancylus*, but contrary to this genus the tubercles are always very weak. Also the broad and rounded ribs which are flattened on the final hook are features of *Tonohamites* rather than of *Helicancylus*.

Within the genus *Tonohamites* the frequent and regular tubercles are unusual and can not be compared with any known species.

A species of some similarity is *T. aequicingulatus* (VON KOENEN, 1902), some of its ribs 'in the early stage ... bear siphonal, lateral and umbilical tubercles' (AGUIRRE URRETA 1986: 310). But this tubercles also disappear earlier than in the

Tibetan species. Also the interspaces between the ribs are wider in *T. aequicingulatus* which has only 4 ribs within a distance equal to the whorl diameter contrary to 5-6 in *T. multituberculatus*.

Occurrence: *T. multituberculatus* is known only from the Upper Aptian of southern Tibet. The stratigraphic position is fixed because the species is associated with *C.* (*Cheloniceras*) aff. *buxtorfi* (JACOB, in JACOB & TOBLER 1906), *Colombiceras* cf. *subpeltoceroides* SINZOW, 1907, and *Parahoplites trautscholdi* (SIMONOVITSH, BASEVITSH & SOROKIN, 1876).

Genus *Helicancylus* GABB, 1869

Type species: *Helicancylus aequicostatus* (GABB, 1864)

Helicancylus sp.

(Pl. 4, Fig. 5)

Material: One fragment from the middle part of the Ganbadongshan Formation of Gamba Group (Section A). It is preserved as a cavity in a concretion from which a cast was made.

Description: The fragment is a 34 mm long part of a slightly curved shaft. The whorl section is subcircular. There exist 15 prorsiradiate ribs of equal size, approximately six ribs are present per whorl height. All ribs bear umbilical, lateral and ventral tubercles of variable strength. Of the suture line nothing is visible.

Discussion: The specimen is clearly a *Helicancylus*. It can be distinguished from the closely allied *Toxoceratoides* SPATH, 1924 by the total lack of nontuberculate intermediate ribs and from *Tonohamites* SPATH, 1924 by the presence of strong tubercles on every rib. A recent list of species attributed to *Helicancylus* is given by AGUIRRE URRETA (1986: 284). But due to its fragmentary preservation the Tibetan specimen can not be assigned to one of them.

Occurrence: The genus *Helicancylus* has been described from the Aptian of southern England, northern Germany and Switzerland as well as from California (type species), Patagonia and - somewhat questionable - Antarctica.

Superfamily Turrilitaceae GILL, 1871

Family Turrilitidae GILL, 1871

Genus *Proturrilitoides* BREISTROFFER, 1940

Type species: *Proturrilitoides astierianus* (D'ORBIGNY, 1842)

Proturrilitoides sp.

(Pl. 4, Fig. 13)

Material: One incomplete specimen, an external mould from the Chaquiela Formation of Gamba Group (Section I).

Description: The fragment is 15 mm high, the coiling loose, the apical angel is large (nearly 55°), the whorl section can not be reconstructed exactly. The oblique and non tuberculate ribs are strong, simple and flexuous. There exist approximately 12 ribs per half whorl. Of the suture line nothing is visible.

Discussion: Because of the poor preservation even the identification of the genus is somewhat uncertain. According to WIEDMANN (1962: 189) and RENZ (1968: 83) *Proturrilitoides* is regarded only as a subgenus of *Turrilitoides* SPATH 1923, but WRIGHT (1996: 241) confirms its status as a separate genus as he did before (WRIGHT 1957: L 220). Differences between the two genera are listed in KLINGER & KENNEDY (1978: 35), but only the apical angel can be taken into account here. It is large, which is a characteristic feature of *Proturrilitoides* (see also COOPER 1999: 3f.). Only the type species is listed in KLINGER & KENNEDY (1978: 39), from which the Tibetan specimen differs clearly in its coarser costulation. Probably it is a new species but too poorly preserved to be described as such.

Plate 4

Fig. 1: *Submortoniceras tenuicostulatum* COLLIGNON; Section CA (Zongshan Formation, CAf 74/1); a: lateral view, b: ventral view; x 2/3.

Fig. 2: *Colombiceras* (*Colombiceras*) cf. *subpeltoceroides* SINZOW; Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group, Af 71/4); a: lateral view, b: ventral view; x 1.

Fig. 3: *Tonohamites multituberculatus* n. sp.; Holotype (Af 71/8); Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group); a-b: lateral views; x 1.

Fig. 4: *Tonohamites multituberculatus* n. sp.; Paratype (Af 71/5); Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group), x 1.

Fig. 5: *Helicancylus* sp.; Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group, Af 71/6); a: ventral view, b: lateral view; x 1.

Fig. 6: *Toxoceratoides* aff. *royerianum* (D'ORBIGNY); Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group, Af 71/7); a: lateral view, b: ventral view; x 1.

Fig. 7: *Douvilleiceras pustulosum* CASEY; Section A (Chaquiela Formation of Gamba Group, Af 73A/1); a: ventral view, b: lateral view; x 1.

Fig. 8: *Cheloniceras* (*Cheloniceras*) aff. *buxtorfi* (JACOB, in JACOB & TOBLER); Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group, Af 71/1), x 1.

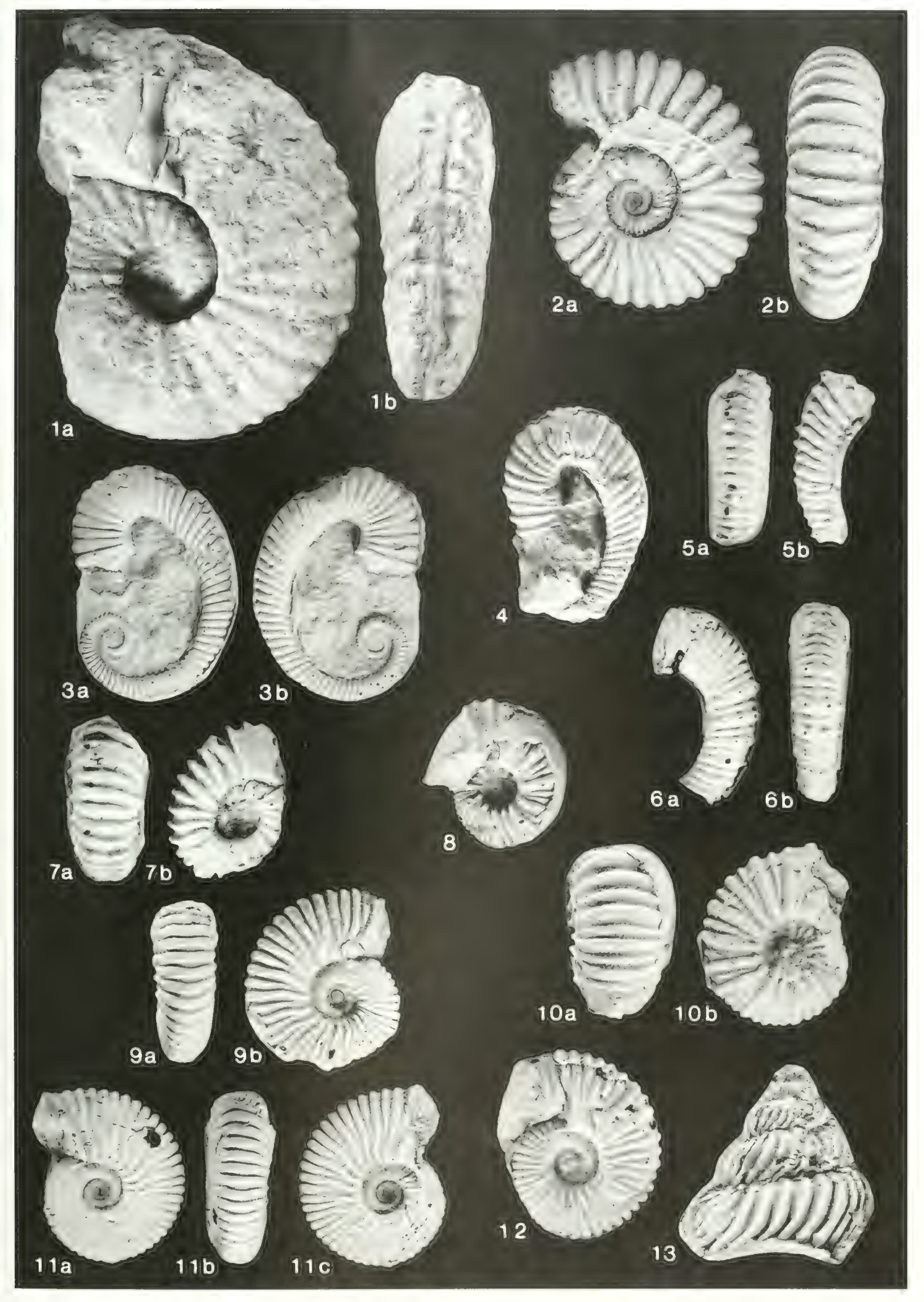
Fig. 9: *Parahoplites trautscholdi* (SIMONOVICH, BATSEVICH & SOROKIN); Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group, Af 71/12); a: ventral view, b: lateral view; x 1.

Fig. 10: *Cheloniceras* (*Cheloniceras*) aff. *buxtorfi* (JACOB, in JACOB & TOBLER); ; Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group, Af 63/1); a: ventral view, b: lateral view; x 1.

Fig. 11: *Parahoplites trautscholdi* (SIMONOVICH, BATSEVICH & SOROKIN); Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group, Af 71/10); a and c: lateral views, b: ventral view; x 1.

Fig. 12: *Parahoplites trautscholdi* (SIMONOVICH, BATSEVICH & SOROKIN); Section A (Ganbadongshan Formation of Gamba Group, Af 71/11), x 1.

Fig. 13: *Proturrilitoides* sp.; Section I (Chaquiela Fomation of Gamba Group, If 2/1), x 2.



IMMEL & HE: Cretaceous cephalopods of the Tethyan Himalaya of southern Tibet

Occurrence: The genus *Proturrilitoides* is known from the Middle Albian of France and Poland.

Superfamily Douvilleicerataceae
PARONA & BONARELLI, 1897

Family Douvilleiceratidae PARONA & BONARELLI, 1897

Subfamily Cheloniceratinae SPATH, 1923

Genus *Cheloniceras* HYATT, 1903

Subgenus *Cheloniceras* (*Cheloniceras*) HYATT, 1903

Type species: *Ch.* (*Cheloniceras*) *cornuelianum* (D'ORBIGNY, 1841)

Cheloniceras (*Cheloniceras*) aff. *buxtorfi*
(JACOB, in JACOB & TOBLER 1906)

(Pl. 4, Fig. 8, 10)

Material: Half a dozen specimens from a middle part of the Ganbadongshan Formation of Gamba Group (Section A). The most specimens are cavities in concretions from which casts can be made.

Description: For several specimens exact measurements can be given:

	D	Wh	Wb	Wh/Wb	U
Af 63/1	35.5	13.5(0.38)	20.5(0.58)	0.66	8.5(0.24)
Af 71/1	29	12(0.41)	17(0.59)	0.71	8(0.28)
Af 71/2	26.5	10(0.38)	15(0.57)	0.67	7(0.26)
Af 71/3	23.5	9(0.38)	13(0.55)	0.69	7(0.30)

The coiling is rather involute, the depressed whorl section is at first coronate and subquadrate in a later stage. The simple ribs are primaries and alternate with one or two intermediaries. There are approximately twenty ribs per half whorl. The primaries bear umbilical and lateral tubercles. The lateral tubercles, in early stages more pronounced, will be reduced later on. Of the suture line nothing is visible.

Discussion: The specimens belong clearly to the subgenus *Ch.* (*Cheloniceras*) due to coiling, cross section and sculpture, which lacks ventral tubercles, typical for the subgenus *Ch.* (*Epicheloniceras*) CASEY, 1954.

Within the subgenus there is a perfect correspondence in measurements with *Ch.* (*Cheloniceras*) *buxtorfi*. The lectotype of this species - described by JACOB & TOBLER (1906: 15; pl. 1, fig. 9) and selected by CASEY (1962: 253) - has the following measurements: D = 35, Wh = 14(0.40), Wb = 20(0.57), Wh/Wb = 0.70, U = 10(0.28). But in the sculpture there is a distinct difference because in the Tibetan material the ribs are more dense (20 contrary to 14-15 per half whorl), and the difference between primaries and intermediaries is more pronounced.

Probably the Tibetan material will belong to a new species. But we have only inner whorls and these stages are not well known in some *Cheloniceras*. So it seems better to describe the specimens in open nomenclature.

Occurrence: The subgenus *Ch.* (*Cheloniceras*) is a typical Upper Aptian form. The Tibetan material is of the same age.

Subfamily Douvilleiceratinae PARONA & BONARELLI, 1897

Genus *Douvilleiceras* DE GROSSOUVRE, 1894

Type species: *Douvilleiceras mammillatum* (SCHLOTHEIM, 1813)

Douvilleiceras pustulosum CASEY, 1962

(Pl. 4, Fig. 7)

1962 *Douvilleiceras pustulosum* – CASEY: 288; pl. 42, fig. 11; text-fig. 102 g, 103 c, d (with synonymy).

Material: One crushed specimen and three small fragments from the base of the Chaquiela Formation of Gamba Group (Section A).

Description: The maximum diameter of the most complete specimen was less than 33 mm, no exact measurements can be given. The coiling was moderately involute, the cross section is somewhat depressed with a wide shallow external sulcus. The sharp single ribs bear five nodes to a row on each side. From the suture line is nothing visible.

Discussion: The specimens are clearly representatives of the genus *Douvilleiceras* because of their shape and tuberculation. This genus has been splitted extremely. The best correspondence is found with *D. pustulosum* due to the shallow sulcus and the number of nodes on each rib.

It should be noted, that GEBHARD (1983: 126ff.) has proposed to reduce the number of species drastically. Instead of 24 species two species should be realistic: *D. mammillatum* (SCHLOTHEIM, 1813) with all ribs and nodes of the same shape and *D. inaequinodum* QUENSTEDT, 1849 with variable sculpture. An equivalent differentiation between this two groups has already been made by DESTOMBES (1979: 69). In such an extremely reduced system the Tibetan material would belong to *D. mammillatum*.

Occurrence: *D. pustulosum* has been described from the Lower Albian (*mammillatum* Zone) of southern England.

Superfamily Deshayesitaceae STOYANOW, 1949

Family Parahoplitidae SPATH, 1922

Subfamily Acanthohoplitinae STOYANOW, 1949

Genus *Colombiceras* SPATH, 1923

Subgenus *Colombiceras* (*Colombiceras*) SPATH, 1923

Type species: *C.* (*Colombiceras*) *crassicostatum* (D'ORBIGNY, 1841)

Colombiceras (*Colombiceras*) cf. *subpeltoceroides*
SINZOW, 1907

(Pl. 4, Fig. 2)

Material: Two specimens from the Ganbadongshan Formation of Gamba Group (Section A).

Description: The maximum diameter is nearly 55 mm, the coiling moderately evolute, the flanks flattened and the external side well rounded. From the better preserved specimen

the measurements will be compared with '*Parahoplites treffrianus*' (ANTHULA 1899: 115; pl. 8, Fig. 6) from the former southern USSR (Caucasus), which is a *C.* (*Colombiceras*) *subpeltoceroides* according to DRUSHCHITS & KUDRYAVTSEV (1960: 329):

	D	Wh	Wb	Wh/Wb	U
Af 71/4	53	20(0.38)	18.5(0.35)	1.08	18.5(0.35)
"USSR"	45	19(0.42)	19(0.42)	1.12	15(0.33)

The strong ribs, which are very rapidly widening, start at the umbilical edge simple or branching at elongated swellings. They cross the flank slightly prorsiradiate or curved and run straight across the external side. Of the suture line nothing is visible.

Discussion: The broad accentuate ribs and the umbilical swellings are characteristics of the subgenus *C.* (*Colombiceras*), the distinguishing feature to the subgenus *Colombiceras* (*Egoianiceras*) AVRAM, 1974 is the presence of tubercles, also contrasting to *Parahoplites* ANTHULA, 1899, which is a very closely allied genus (see there).

Within *C.* (*Colombiceras*) the best correspondence is with *C.* (*C.*) *subpeltoceroides*, although there are some minor differences in measurements (see above) and ribbing. But as nearly nothing is known about the variability of *C.* (*C.*) *subpeltoceroides*, only an approximative identification of the Tibetan material seems possible.

Occurrence: The species *C.*(*C.*) *subpeltoceroides* is known from the Upper Aptian of the former southern USSR.

Subfamily Parahoplitinae SPATH, 1922

Genus *Parahoplites* ANTHULA, 1899

Type species: *Parahoplites melchioris* ANTHULA, 1899

Parahoplites is one of the most common genera. Although there is a broad variability presumably all specimens can be assigned to one species.

The greatest problem is the determination of the genus, because there is no general agreement about the diagnosis of *Parahoplites*, *Acanthohoplites* SINZOV, 1907 or *Colombiceras* SPATH, 1923. The type species of all this genera were united by ANTHULA (1899: 110) in his new genus *Parahoplites*. So it is necessary to clarify the diagnostic features of the genera:

Parahoplites is characterized - as the whole subfamily - 'by the absence of tubercles at all stages of growth' (CASEY 1965: 400).

Acanthohoplites is distinguished from *Parahoplites* due to its prominent lateral tubercles, where the ribs are branching on the inner whorls.

C. (*Colombiceras*) is even more similar to *Parahoplites* but may be distinguished by its sculpture with more heavy, accentuate and straight ribs, and also by the appearance of strong and elongated umbilical swellings.

Parahoplites trautscholdi
(SIMONOVICH, BATSEVICH & SOROKIN, 1876)

(Pl. 4, Fig. 9, 11, 12)

1960 *Acanthohoplites trautscholdi* SIM., BAC., SOR. - DRUSHCHITS & KUDRYAVTSEV: 322; pl.10, fig. 1-3 (with synonymy).

Material: Several dozen specimens and fragments can be found, especially as cavities in concretions in the Ganbadongshan Formation of Gamba Group (Section A).

Description: The coiling is quite involute, the whorl height increases moderately rapid. The section is compressed with slightly convergent sides and broadly arched venter. From the most complete specimens the following measurements can be given. They will be compared with a specimen from the former southern USSR, described by GLAZUNOVA (1953: 45, see also pl. 8, fig. 5):

	D	Wh	Wb	Wh/Wb	U
'USSR'	51	22.2(0.43)	18.7(0.36)	1.19	13.2(0.26)
Af 71/11	38	15.5(0.41)	~13(0.34)	1.19	11.5(0.30)
Af 71/12	38	14.5(0.35)	12.5(0.33)	1.16	11(0.29)
Af 71/10	35	14(0.40)	12(0.34)	1.17	9.5(0.27)
Af 71/9	34	14(0.41)	12(0.35)	1.17	9.5(0.28)
Af 70/1	26	10(0.39)	8.5(0.32)	1.18	7(0.27)

The ribs, first branching near the umbilical wall later alternatively longer and shorter ones, are somewhat sinuous on the flanks. They thicken rapidly and cross straight the venter without building any tubercles. Of the suture line mostly nothing is visible.

Discussion: Coiling and cross section as well as the complete absence of any tubercles show that the specimens belong to the genus *Parahoplites*. Within this genus the rapid thickening of the ribs as well as their straight crossing of the external side is unusual. But exact in this details and also in the measurements, there is a perfect correspondence with *P. trautscholdi*, described and figured from the former southern USSR by GLAZUNOVA (1953). GLAZUNOVA assigned this species to *Acanthohoplites*, as DRUSHCHITS & KUDRYAVTSEV (1960: 322) did it later. But *P. trautscholdi* lacks any tubercles, as already described by SIMONOVICH et al. (1876: 101), so it can not be an *Acanthohoplites*.

Occurrence: *P. trautscholdi* has been described till now only from the lower Upper Aptian of the former southern USSR (*nolani* Zone).

4. PALAEOBIOGEOGRAPHIC ASPECTS

The palaeobiogeographic situation of Central and South Asia during the Cretaceous has been discussed highly controversal for a long time. For example, as far as India is concerned, there is much disagreement as to when it has rifted off Gondwana and collided with Asia. Generally, a late separation in a southern position is assumed and also a late collision in the early Eocene (e.g. GOMBOS et al. 1995: Fig. 3). This view has recently been confirmed by BARDHAN et al. (2002) based on an ammonite fauna from Coniacian horizons in Bagh, central India, indicating close affinities to coeval horizons of Madagascar and Zululand, South Africa. Contrary to this view, however, JAEGER et al. (1989) proposed a more northern position of India and an earlier contact with Asia according to the late Cretaceous vertebrate fauna of India. This fauna can be compared whith Eurasian forms and is lacking endemisms. This would be inconsistent with a long isolation of the Indian plate (see also CHATTERJEE 1985).

With regard to South Tibet, the Tethyan Himalaya is generally considered to represent the northern shelf of the Indian plate. Therefore the same debate is going on. For example, the bivalve fauna of the Gamba Group clearly indicates a southern position during the Aptian and Albian and remained in 'relation and exchange with that of Antarctica-Australia in spite of its strong local colour' (WEN 2000: 5). Contrary, the Cretaceous corals of Tibet, analysed by LÖSER

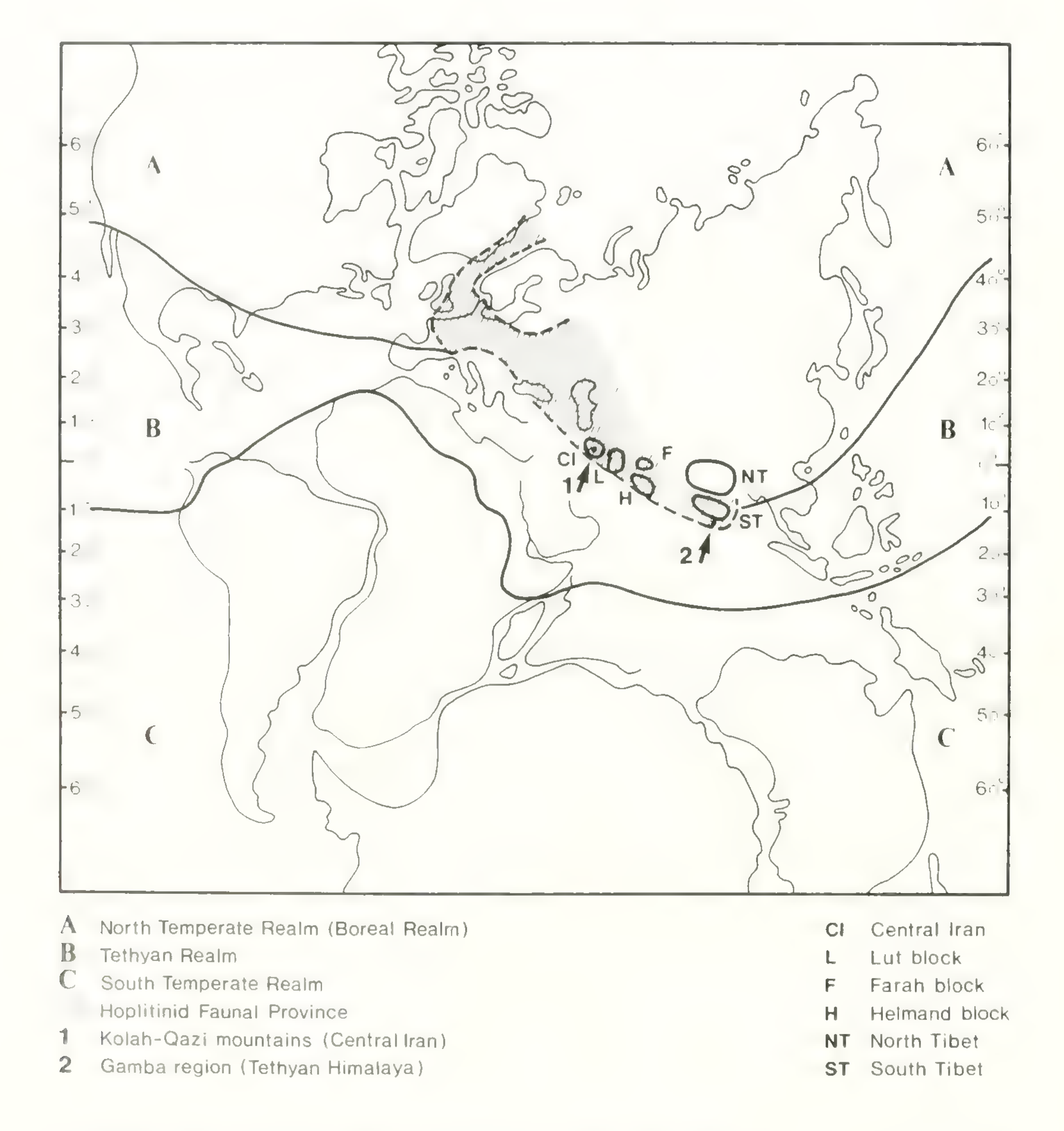


Fig. 9: Simplified middle Cretaceous palaeogeography (modified after SMITH et al. 1981: map 25) and palaeobiogeographic realms (after KAUFFMAN 1973: fig. 2). Also shown are some microplates of the Middle and Far East and the outline of an extended hoplitinid faunal province.

& Liao (2001) have their closest relationships with Tethyan faunas from Western Europe to Asia, despite of a great number of endemisms.

On one side, the ammonites described in this paper show some affinities to those of southern India, Madagascar, and South Africa – i.e. to the southern temperate realm as defined by Kauffman (1973). This is confirmed by several genera and species from the Gamba area (*Lemuroceras*, *Goodhallites* cf. *gracillimum*) and from the Zala valley of the Duela area [*Mortoniceras* (*Deiradoceras*) *bispinosum*, *Goodhallites procerum*].

On the other side, however, the ammonoid fauna has also a strong affinity to the northern temperate realm (boreal realm), especially to the hoplitinid faunal province, first introduced by Owen (1971) and lateron cited and refigured by Juignet & Kennedy (1976: fig. 20). According to these authors this faunal province ranges from southwestern England to the eastern border of the Caspian Sea. Significant ammonoids of this province, the Upper Albian genera *Callihoplites*, *Pleurohoplites* and *Cymahoplites*, all occur in the Gamba Group. A boreal influence is also documented in the Upper Aptian by *Parahoplites*, one of the most common genera in the Gamba Group. This genus is restricted to the boreal realm too. In more detail, *Parahoplites trautscholdi*, hitherto known only from the former southern USSR was found now in Gamba.

In conclusion the hoplitinid faunal province is considered to expand as far to the southeast as to include the Gamba area (see figure 9, point 2). This result complements the extension first suggested by Immel & Seyed-Emami (1985). They documented that the ammonite fauna of the glauconitic limestone of the Kolah-Qazi-mountains (Central Iran) also belonged to the boreal hoplitinid province in middle Cretaceous times (see figure 9, point 1).

However, there is a considerable difficulty if these two regions were added to the hoplitinid faunal province. The Kolah-Qazi-mountains are situated on a well defined microplate, Central Iran. In contrast, the Tethyan Himalaya, including the Gamba area, is generally considered to be part of the northern edge of the Indian plate (see above), which is usually taken to be situated far more to the south in middle Cretaceous times (see Figure 9). One possibility to solve this problem would be to postulate that the Tethyan Himalaya was part of a separate microplate as well, as suggested by Sinha-Roy (1976) or Srikantia (1987).

5. SUMMARY

This paper deals with the Cretaceous cephalopods from the Tethyan Himalaya of southern Tibet (Gamba and Duela area). Following a short review of previous studies the authors discuss three aspects in more detail.

5.1 GEOLOGY

The cephalopod fauna of eight sections and sampling points, respectively, is listed and their stratigraphic age is indicated. It ranges from Neocomian to Maastrichtian, with a concentration in the middle Cretaceous (Aptian - Cenomanian).

At one section (A) the stratigraphic results are used to reconstruct the tectonic disruption of the Gamba Group.

5.2 SYSTEMATICS

Twenty-nine cephalopod genera and species are described in detail and are figured. Two taxa belong to the nautilids, all others are ammonites. Among the ammonites three new species are established: *Pleurohoplites* (*Pleurohoplites*) *robusticostatus*, *Lemuroceras tibeticum*, and *Tonohamites multituberculatus*.

5.3 PALAEOBIOGEOGRAPHY

The ammonites of the middle Cretaceous of the Tethyan Himalaya display a mixed biogeographic pattern. Some genera and species - as for example *Lemuroceras* - are known only from the southern temperate realm. But more genera exist that are characteristic for the hoplitinid faunal province of the northern temperate (boreal) realm: in the Upper Aptian *Parahoplites*, in the Lower Albian *Cymahoplites*, and in the Upper Albian *Callihoplites* as well as *Pleurohoplites*. Therefore it is suggested that the Gamba area of southern Tibet was part of an extended hoplitinid faunal province and that in middle Cretaceous times the geographic position of the Tethyan Himalaya of southern Tibet was far more to the north.

6. REFERENCES

Aguirre Urreta, M. B. (1986): Aptian ammonites from the Argentinian Austral Basin. The subfamily Helicancylinae Hyatt, 1894. – Ann. S. Afr. Mus., **96**: 271-314, 19 figs.; Cape Town.

Anthula, D. J. (1899): Über die Kreidefossilien des Kaukasus. – Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ung. u. Orient, **12**: 55-159, pls. 2-14; Wien.

Bardhan, S., Gangopadhyay, T. K. & Mandal, U. (2002): How far did India drift during the Late Cretaceous? - *Placenticeras kaffrarium* Etheridge, 1904 (Ammonoidea) used as a measuring tape. – Sediment. Geol., **147**: 193-217, 20 figs.; Amsterdam.

Basse, E. (1931): Monographie paléontologique du Crétacé de la Province de Maintirano (Madagascar). – Ann. Géol. Serv. Mines Madagascar, Mém. hors série: 87 pp., 1 fig., 1 tab. , 13 pls.; Tananarive.

Casey, R. (1960-1980): A monograph of the Ammonoids of the Lower Greensand. – Palaeontogr. Soc. Monogr.: 666 pp., 254 figs., 112 pls.; London.

Chatterjee, S. (1985): The drift of India: a conflict in plate tectonics. – Mém. Soc. géol. France, N.S., **147**: 43-48, 2 figs., 2 tabs.; Paris.

Cobban, W. A. & Kennedy, W. J. (1994): Cenomanian (Upper Cretaceous) Nautiloids from New Mexico. – U. S. Geol. Surv. Bull., **2073-E**: III + 3 pp., 2 pls.; Washington.

Collignon, M. (1949): Recherches sur les faunes Albiennes de Madagascar. I. L'Albien d'Ambarimaninga. – Ann. Géol. Serv. Mines, **1**: 128 pp., 29 figs., 1 tab., 22 pls.; Tananarive.

– – (1951): Recherches sur les faunes Albiennes de Madagascar. V. L'Albien supérieur d'Andranofotsy (Cercle de Manja). – Ann. Géol. Serv. Mines, **19**: 8-148, pls. 1-7; Tananarive.

– – (1963): Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar (Ammonites). Fasc. 10 (Albien). – 184 pp., pls. 241-317; (Serv. géol. Rep. Malgache) Tananarive.

– – (1970): Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar (Ammonites). Fasc. 16 (Campanien moyen). – IV + 82 pp., 1 tab., pls. 157-189; (Serv. géol. Rep. Malgache) Tananarive.

Cooper, M. R. (1999): Towards a phylogenetic classification of the Cretaceous ammonites. VII. Turrilitidae. – N. Jb. Geol. Paläontol. Abh., **213**: 1-18, 2 figs.; Stuttgart.

Cooper, M. R. & Kennedy, W. J. (1979): Uppermost Albian (*Stoliczkaia dispar* zone) Ammonites from the Angolan littoral. – Ann. S. Afr. Mus., **77**: 175-308, 82 figs.; Cape Town.

Destombes, P. (1979): Les Ammonites de l'Albien inférieur et moyen dans le stratotype de l'Albien: Gisements, paléontologie, biozonation. – in: L'Albien de l'Aube. Les stratotypes français, **5**: 51-194, 18 figs., 27 pls.; Paris.

Douvillé, H. (1916): Le Crétacé et l'Eocène du Tibet Central. – Palaeont. Indica, N. S., **5**: 52 pp., 21 figs., 16 pls.; Calcutta.

Drushchits, V. V. & Kudryavtsev, M. P. (eds.) (1960): Atlas nizhnemelovoi fauny severnogo Kavkaza i Kryma. – 701 pp., 149 figs., 15 tabs., 138pls.; Moskva.

Förster, R. (1975): Die geologische Entwicklung von Süd-Mozambique seit der Unterkreide und die Ammoniten-Fauna von Unterkreide und Cenoman. – Geol. Jb., Ser. B, **12**: 3-324, 81 figs., 2 tabs., 17 pls.; Hannover.

Gansser, A. (1983): Geology of the Bhutan Himalaya. – Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges., **96**: 181 pp., 139 figs., 90 photos, 1 geol. map (1 : 500.000); Basel.

Gebhard, G. (1983): Stratigraphische Kondensation am Beispiel mittelkretazischer Vorkommen im perialpinen Raum. – Thesis Univ. Tübingen, 145 pp., 21 figs., 4 tabs., 3 pls.; Tübingen.

Glazunova, A. E. (1953): Ammonity Apta i Al'ba Kopet-Daga, Malogo i Bol'shogo Balkhanov i Mangyshlaka. – 156 pp., 45 figs., 3 tabs., 27 pls.; Moskva.

Gombos, A. M. jr., Powell, W.G. & Norton, I. O. (1995): The tectonic evolution of western India and its impact on hydrocarbon occurrences: an overview. – Sediment. Geol., **96**: 119-129, 6 figs., 2 tabs.; Amsterdam.

Haas, O. (1942): The Vernay Collection of Cretaceous (Albian) Ammonites from Angola. – Bull. Ann. Mus. Nat. Hist., **81**: 1-224, 33 figs., 2 tabs., 47 pls.; New York.

Hayden, H. H. (1907): The Geology of the Provinces of Tsang and Ü in Central Tibet. – Mem. Geol. Surv. India, **36**: 122-201, 1 fig., 15 pls.; Calcutta.

He, G. & Immel, H. (1985): Marine sediments and faunas of Cretaceous and Lower Tertiary in Southern Xizang (Tibet, China) - 4. Ammonites - palaeobiogeographic results. – Terra cognita, **5**: 264; Strasbourg.

Hoepen, E. C. N. van (1941-1951): Die gekielde ammoniete van die Suid-Afrikaanse Gault. – Paleont. Navorsing Nasionale Mus., **1**: 55-344, 442 figs., pls. 8-26; Bloemfontein.

Immel, H. (1987): Die Kreideammoniten der Nördlichen Kalkalpen. – Zitteliana, **15**: 3-163, 5 figs., 19 tabs., 14 pls.; München.

Immel, H. & Seyed-Emami, K. (1985): Die Kreideammoniten des Glaukonitkalkes (O.Alb-O.Cenoman) des Kolah-Qazi-Gebirges südöstlich von Esfahan (Zentraliran). – Zitteliana, **12**: 87-137, 5 figs., 2 tabs., 7 pls.; München.

Jacob, C. & Tobler, A. (1906): Etude stratigraphique et paléontologique du Gault de la Vallée de la Engelberger Aa. – Abh. Schweiz. paläontol. Ges., **33**: 26 pp., 3 figs., 2 pls.; Genf.

Jaeger, J.-J., Courtillot, V. & Tapponnier, P. (1989): Paleontological view of the ages of the Deccan Traps, the Cretaceous/Tertiary boundary, and the India-Asia collision. – Geology, **17**: 316-319, 3 figs.; Boulder.

Jeletzky, J. A. (1964): Illustrations of Canadian Fossils. – Geol. Surv. Canada Pap., **64-11**: 101 pp., 36 pls., 1 tab.; Ottawa.

Juignet, P. & Kennedy, W. J. (1976): Faunes d'Ammonites et biostratigraphie comparée du Cénomanien du nord-ouest de la France (Normandie) et du sud d'Angleterre. – Bull. trim. Soc. géol. Normandie et amis muséum Havre, **63**: 193 pp., 23 figs., 3 tabs., 34 pls.; Le Havre.

Kauffman, E. G. (1973): Cretaceous Bivalvia. – in: Atlas of Palaeobiogeography (ed. Hallam, A.): 353-383, 10 figs.; Amsterdam.

Kennedy, W. J., Cobban, W. A., Gale, A. S., Hancock, J. M. & Landman, N. H. (1998): Ammonites from the Weno Limestone (Albian) in Northeast Texas. – Amer. Mus. Novitates, **3236**: 46 pp., 37 figs., 4 tabs.; New York.

Kennedy, W. J., Gale, A. S., Hancock, J. M., Crampton, J. S. & Cobban, W. A. (1999): Ammonites and inoceramid bivalves from close to middle-upper Albian boundary around Fort Worth, Texas. – J. Paleont., **73**: 1001-1125, 17 figs.; Lawrence.

Kennedy, W. J. & Hancock, J. M. (1978): The mid-Cretaceous of the United Kingdom. – Ann. Mus. Hist. nat. Nice, **4**: V1-V72, 10 figs., 4 tabs., 30 pls.; Nice.

KENNEDY, W. J., JUIGNET, P. & WRIGHT, C. W. (1986): A revision of the type Cenomanian. 3. Mantelliceratinae. – Cret. Res., **7**: 19-62, 23 figs.; London.

KENNEDY, W. J., KAUFFMAN, E. G. & KLINGER, H. C. (1973): Upper Cretaceous invertebrate faunas from Durban, South Africa. – Trans. Geol. Soc. S. Afr., **76**: 95-105, 1 fig., 6 pls.; Johannesburg.

KENNEDY, W. J. & KLINGER, H. C. (1979): Cretaceous faunas from Zululand and Natal, South Africa. The Ammonite superfamily Haplocerataceae ZITTEL, 1884. – Ann. S. Afr. Mus., **77**: 85-121, 20 figs.; Cape Town.

KLINGER, H. C. & KENNEDY, W. J. (1978): Cretacous faunas from Zululand, South Africa and southern Mozambique. The Aptian Ancyloceratidae (Ammonoidea). – Ann. S. Afr. Mus., **73**: 215-359, 89 figs.; Cape Town.

– – (1978): Turrilitidae (Cretaceous Ammonoidea) from South Africa, with a discussion of the evolution and limits of the family. – J. moll. Stud., **44**: 1-48, 11 figs., 9 pls.; London.

– – (1980): Cretaceous faunas from Zululand and Natal, South Africa. The ammonite subfamily Texanitinae COLLIGNON, 1948. – Ann. S. Afr. Mus., **80**: 1-357, 269 figs.; Cape Town.

KULLMANN, J. & WIEDMANN, J. (1970): Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. – Paleont. Contr. Univ. Kansas, **47**: 32 pp., 16 figs.; Lawrence.

KUMMEL, B. (1956): Post-Triassic Nautiloid Genera. – Bull. Mus. Comp. Zool., **114**: 321-494, 35 figs., pls. 1-28; Cambridge/Mass.

LOSER, H. & LIAO, W. (2001): Cretaceous corals from Tibet (China) - stratigraphic and palaeobiogeographic aspects. – J. Asian Earth Sci., **19**: 661-667, 3 figs., 1 tab., 1 app.; Amsterdam.

MARCINOWSKI, R. & WIEDMANN, J. (1990): The Albian ammonites of Poland. – Palaeontol. Polonica, **50**: 94 pp., 27 figs., 7 tabs., 25 pls.; Warszawa.

MATSUMOTO, T., KAWABE, F. & KAWASHITA, Y. (1998): Two ammonite species of *Mortoniceras* from the Yubari Mountains (Hokkaido) and their geological implications. – Paleontol. Res., **2**: 170-182, 7 figs., 2 tabs.; Tokyo.

MU, A., WEN, S., WANG, Y., CHANG, P. & YIN, C. (1973): Stratigraphy of the Mount Jolmo Lungma region in Southern Tibet, China. – Scientia Sinica, **16**: 96-111, 6 figs., 2 tabs.; Beijing.

OWEN, H. G. (1971): Middle-Albian Stratigraphy in the Anglo-Paris Basin. – Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Geol.) Suppl., **8**: 164 pp., 52 figs., 3 pls.; London.

PATZELT, A., LI, H., WANG, J. & APPEL, E. (1996): Palaeomagnetism of Cretaceous to Tertiary sediments from southern Tibet: evidence for the extent of the northern margin of India prior to the collision with Eurasia. – Tectonophysics, **259**: 259-284, 16 figs., 9 tabs.; Amsterdam.

RENZ, O. (1968): Die Ammonoidea im Stratotyp des Vraconnien bei Sainte-Croix (Kanton Waadt). – Schweiz. Paläont. Abh., **87**: 97 pp., 33 figs., 18 pls.; Basel.

– – (1971): Die Gattungen *Hysteroceras* SPATH und *Mortoniceras* MEEK (Ammonoidea) aus den Anden Venezuelas. – Eclog. geol. Helv., **64**: 569-609, 7 figs., 1 tab., pls. 1-11; Basel.

SIMONOVICH, S., BATSEVICH, L. & SOROKIN, A. (1876): Materialien zur Geologie des Kaukasus. Geologische Beschreibung des Pyatigorsker Gebietes. – 112 pp., 1 tab., 6 pls.; Tiflis.

SINHA ROY, S. (1976): A possible Himalayan microcontinent. – Nature, **263**: 117-129, 2 figs.; London.

SMITH, A. G., HURLEY, A. M. & BRIDEN, J. C. (1981): Phanerozoic paleocontinental world maps. – 102 pp., 88 maps; Cambridge.

SPATH, L. F. (1921): On Cretaceous Cephalopoda from Zululand. – Ann. S. Afr. Mus., **12**: 217-321, 1 fig., 1 tab., pls. 19-26; Cape Town.

– – (1923-1943): A monograph of the Ammonoidea of the Gault. – Palaeontogr. Soc. Monogr.: 787 pp., 248 figs., 4 tabs., 72 pls.; London.

SPENGLER, E. (1910): Die Nautiliden und Belemniten des Trichinopolydistrikts. – Beitr. Paläontol. Österr.-Ung., **23**: 125-157, pls. 11-14; Wien.

SRIKANTIA, S. V. (1987): Himalaya - the collided orogen: a plate tectonic evolution on geological evidences. – Tectonophysics, **134**: 75-90, 2 figs., 1 tab.; Amsterdam.

THOMEL, G. (1972): Les Acanthoceratidae cénomaniens des chaînes subalpines méridionales. – Mém. Soc. géol. France, N. S., **51** (116): 204 pp., 4 figs., 1 tab., 4 maps, 88 pls.; Paris.

WAN, X. (1988): The Cretaceous-Tertiary boundary event in Tibet. – Rev. Esp. Paleontol., Extraord.: 113-118, 3 figs., 4 tabs.; Madrid.

WEN, S. (1987): Stratigraphy of the Mount Qomolangma region. Cretaceous System. – in: Xizang Scientific Expedition, Academia Sinica (Comp.): Stratigraphy of the Mount Qomolangma region: 130-159, 15 figs., 2 tabs.; Beijing.

– – (2000): Cretaceous Bivalves of Kangpa Group, South Xizang, China and their Biogeography. – Acta Palaeont. Sinica, **39**: 1-27, 1 fig., 1 tab., 6 pls.; Nanjing.

WIEDMANN, J. (1962): Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina. – Palaeontographica, **A 118**: 119-237, 58 figs., pls. 8-14; Stuttgart.

WIEDMANN, J. & DÜRR, S. B. (1995): First ammonites from the Mid- to Upper Cretaceous Xigaze Group, South Tibet, and their significance. – Newsl. Stratigr., **32**: 17-26, 4 figs.; Berlin.

WIEDMANN, J. & OWEN, H. G. (2001): Late Albian ammonite biostratigraphy of the Kirchrode I borehole, Hannover, Germany. – Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **174**: 161-180, 2 tabs., 5 pls.; Amsterdam.

WIEDMANN, J. & SCHNEIDER, H. L. (1979): Cephalopoden und Alter der Cenoman-Transgression von Mülheim-Broich, SW-Westfalen. – IUGS Series, A **6**: 645-680, 10 figs., 10 pls.; Stuttgart.

WILLEMS, H. & ZHANG, B. (1993): Cretaceous and Lower Tertiary sediments of the Tibetan Tethys Himalaya in the Area of Gamba (South Tibet, PR China). – Ber. FB Geowiss. Univ. Bremen, **38**: 3-27, 10 figs., 1 tab.; Bremen.

WRIGHT, C. W. (1957): Systematic description of Mesozoic Ammonoidea (pars: Cretaceous). – Treatise on Invertebrate Palaeontology, pt. **L** (Mollusca 4): L129-L437, figs. 162-555; Lawrence.

– – (1996): Cretaceous Ammonoidea. – Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. **L** (Mollusca **4**, revised): xx + 362 pp. 216 figs., 2 tabs.; Lawrence and Boulder.

WRIGHT, C. W. & KENNEDY, W. J. (1984): The Ammonoidea of the Lower Chalk. Part I. -Palaeontogr. Soc. Monogr., 126 pp., figs. 1-28, pls. 1-40; London.

ZHAO, J. (1976): Jurassic and Cretaceous Ammonoidea from the Mount Jolmo Lungma Region. – Palaeontology, **3** (A Report of Scientific Expedition in the Mount Jolmo Lungma Region 1966-1968): 503-545, 2 figs., 18 pls.; Beijing (in Chinese).

ZHOU, Z., WILLEMS, H. & ZHANG, B. (1997): Marine Cretaceous-Paleogene biofacies and ichnofacies in southern Tibet, China, and their sedimentary significance. – Mar. Micopaleont., **32**: 3-29, 9 figs., 6 pls.; Amsterdam.

Manuscript received October 2002.

